Série E
N° d'ordre : 44

THÈSES

PRÉSENTÉES

à la Faculté des Sciences de l'Université de Strasbourg

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Maurice AUBERTOT

Assistant à la Faculté des Sciences de Strasbourg

1re Thèse :

Recherches sur les péritrophiques des Insectes et en particulier des Diptères

2e Thèse : Propositions données par la Faculté

soutenues le 21 décembre 1934 devant la Commission d'examen

MM. DE LAPPARENT .... *Président.*
DE BEAUCHAMP ... }
BOUNOURE ..... } *Examinateurs.*
CHERMEZON ..... }

NANCY
IMPRIMERIE GEORGES THOMAS
28, rue de Solignac
1934

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548008_0045

Série E
N° d'ordre : 44

THÈSES

PRÉSENTÉES

à la Faculté des Sciences de l'Université de Strasbourg

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Maurice AUBERTOT
Assistant à la Faculté des Sciences de Strasbourg

1re Thèse :

Recherches sur les péritrophiques des Insectes et en particulier des Diptères

2e Thèse : Propositions données par la Faculté

soutenues le 21 décembre 1934 devant la Commission d'examen

MM. DE LAPPARENT .... *Président.*
DE BEAUCHAMP ... } *Examinateurs.*
BOUNOURE ..... }
CHERMEZON ..... }

NANCY
IMPRIMERIE GEORGES THOMAS
28, rue de Solignac
1934

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

UNIVERSITÉ DE STRASBOURG - FACULTÉ DES SCIENCES

Doyen: M. E. Rothé, Professeur de Physique du Globe

Doyen honoraire: M. E. Bataillon

Professeurs honoraires: MM. E. Chatton, E. Esclangon, M. Fréchet, H. Gault, M. Gignoux, L. Hackspill, E. de Margerie, G. Ribaud E. Topsent, H. Villat

PROFESSEURS:

MM.	
G. Valiron	Analyse supérieure.
P. Weiss	Physique générale.
H. Ollivier	Physique générale.
C. Houard	Botanique.
E. Terroine	Physiologie générale.
J. de Lapparent	Minéralogie et Pétrographie.
R. Thiry	Mécanique rationnelle.
G. Cerf	Calcul différentiel et intégral.
G. Dubois	Géologie et Paléontologie.
P. Flamant	Mathématiques générales.
E. Cornec	Chimie générale.
A. Danjon	Astronomie.
P. de Beauchamp	Zoologie et Anatomie comparée.
L. Bounoure	Biologie générale.
R. Romann	Chimie minérale et Chimie physique.
G. Foex	Physique expérimentale.
N.	Chimie organique.
H. Chermezon	Botanique.
G. Rempp	Physique du Globe.
J. Lacoste	Physique du Globe.
G. Hugel	Chimie du Pétrole.
H. Weiss	Physico-Chimie du Pétrole.

MAITRES DE CONFÉRENCES:

MM.	
Ch. Staehling	Chimie appliquée.
P. Soleillet	Physique mathématique.
R. Bonnet	Physique et Chimie biologiques.
A. Roussel	Mathématiques générales.
A. Chrétien	Chimie minérale.
J. Maresquelle	Botanique.
R. Hovasse	Biologie générale.
P.-A. Remy	Zoologie.
H. Cartan	Mathématiques.
H. Forestier	Chimie.
L. Néel	Physique générale.
A. Weil	Mathématiques.
N.	Géologie du Pétrole.
N.	Minéralogie.

Secrétaire: M. G. Cuvier

A la Mémoire

de ma Mère

A mon Père

A ma Femme

A ma Fillette

TABLE DES MATIÈRES

Introduction 1

Esquisse morphologique du tube digestif des Insectes.... 5

Préliminaires 5

Membrane péritrophique et Entonnoir 9
Orientation de la membrane péritrophique 12

Technique 15

Etude sur le frais 15
Etude histologique 17

PREMIÈRE PARTIE
EXPOSÉ DES FAITS

Les formations péritrophiques dans la série animale 21

Chapitre premier. — *Aptérygotes. Plécoptères. Ephéméroptères. Odonates. Névroptères. Trichoptères. Mécoptères.* 27

Chapitre II. — *Orthoptères* 53

Essai d'une théorie de la délamination des péritrophiques chez les Orthoptères 64

Chapitre III. — *Dermaptères* 73

Chapitre IV. — *Isoptères et Embioptères* 83

Chapitre V. — *Lépidoptères* 91

Chapitre VI. — *Coléoptères* 105

Chapitre VII. — *Hyménoptères* 119

Chapitre VIII. — *Diptères* 149
Orthorrhaphes Nématocères. Fam. *Tipulidae* 149
— — Fam. *Ptychopteridae* 160
— — Fam. *Psychodidae* 161
— — Fam. *Culicidae* 162
— — Fam. *Chironomidae* 175
— — Fam. *Dixidae* 189
— — Fam. *Cecidomyidae* 190
— — Fam. *Mycetophilidae* 193
— — Fam. *Blepharoceridae* ... 202
— — Fam. *Orphnephilidae* 203
— — Fam. *Simuliidae* 204
— — Fam. *Rhyphidae* 208

Coup d'œil rétrospectif sur les Nématocères 210

Orthorrhaphes Brachycères (*Tabanidae*) 214

Cyclorrhaphes Athéricères Aschiza Fam. *Syrphidae* .. 217

Schizophora Acalypterae Fam. *Drosophilidae* 234

Schizophora Calypterae Fam. *Muscidae* 246
— — Fam. *Tachinidae* 249
— — Fam. *Oestridae* 260
— — Fam. *Sarcophagidae* 260

Aphaniptères 261

Chapitre IX. — *Les groupes complètement dépourvus de formations péritrophiques* 263

Anoploures 263

Thysanoptères 264

Hémiptères 264

DEUXIÈME PARTIE

SYNTHÈSE ET DISCUSSION DES FAITS

Chapitre Premier. — *Examen critique des divers facteurs auxquels on a cherché à subordonner la présence des péritrophiques. — Le régime alimentaire* 271

Chapitre II. — *Exposé des diverses théories concernant l'origine des péritrophiques. Recherches personnelles sur un Cladocère (Daphnia pulex)* 275
Opinion personnelle sur l'origine des membranes péritrophiques 287
1° Cas de *Phasgonura viridissima* 290
2° Cas d'*Apis mellifica* 291
3° Cas de *Forficula auricularia* et de *Pieris brassicae* 292
4° Cas général des Diptères 293
Le proventricule 293
Progression du tube péritrophique 301

Chapitre III. — *Caractères de la membrane péritrophique*.. 303
Caractères physiques 303
Caractères d'ordre chimique 304
Propriétés physiologiques 308

Chapitre IV. — *Fonctions du tube péritrophique* 311

Chapitre V. — *Rapports du tube péritrophique et des parasites intestinaux* 315
Cas de *Drosophila confusa* infectée par *Leptomonas Drosophilae* 316
Cas de *Drosophila confusa* infectée par *Trypanosoma Drosophilae* 318
Cas de *Drosophila immigrans* infectée par *Leptomonas sp.* 318
Cas des Cladocères 319

Conclusions générales 321
1° Résultats intéressant l'anatomie du tube digestif des Insectes 321
2° Résultats concernant la Systématique 323
3° Les membranes péritrophiques 323
Origine de la péritrophique élémentaire 324
Destinée de l'enveloppe péritrophique 328
Caractères de la péritrophique proventriculaire 328
Signification du tube péritrophique 329

Liste des espèces étudiées 333

Bibliographie 337

Lettres communes a toutes les figures

Ph. Pharynx.

Gs. Glandes salivaires.

Oe. Œsophage.

J. Jabot.

G. Gésier.

Ia. Intestin antérieur.

Cæ. Cæcum.

Im. Intestin moyen.

Ip. Intestin postérieur.

TM. Tubes de Malpighi.

Mp. Membrane péritrophique.

INTRODUCTION

C'est un fait d'observation banal que, chez un très grand nombre d'Insectes, la masse des aliments ne vient pas au contact direct de l'épithélium intestinal, mais qu'elle chemine à l'intérieur d'une sorte de canal membraneux plus ou moins étanche flottant librement dans la lumière de l'intestin. Il s'en faut d'ailleurs que cette disposition soit particulière aux Insectes; on la retrouve dans les groupes les plus variés de la série animale, et c'est pour désigner une formation comparable chez un Chilopode (*Cryptops*) que Balbiani a créé en 1890 le terme de *membrane péritrophique*.

Depuis le début du XVIII[e] siècle, les Zoologistes qui se sont intéressés au tube digestif des Insectes ont, en général, consacré dans leurs écrits quelques lignes à l'enveloppe péritrophique, soit pour la décrire lorsqu'ils l'avaient observée, soit au contraire, mais plus rarement, pour signaler son absence. Toutefois, à notre connaissance, aucune étude d'ensemble n'a encore été entreprise jusqu'ici relativement à cette formation dont l'importance est pourtant manifeste, car le fait seul d'être interposée à la manière d'un écran entre l'épithélium intestinal et le milieu extérieur la désigne *a priori* — chez les Insectes, par exemple — comme « un élément fondamental de leur organisation digestive ». (Chatton, 1912, *a*). Or, les longues recherches bibliographiques auxquelles nous avons dû nous livrer afin de fixer le point de départ de nos propres investigations nous avaient instruit par avance de la multiplicité des aspects que peut revêtir la péritrophique de Balbiani: effectivement, il est plutôt rare que les anatomistes se trouvent d'accord à son sujet; leurs opinions sont plus divergentes encore lorsqu'ils abandonnent le champ relativement sûr de la topographie et s'efforcent de débrouiller l'origine des membranes ou de préciser la nature de leurs fonctions. Parmi tant d'hypothèses discordantes, il devient à peu près impossible de trouver du sac alimen-

taire une définition qui ne soit strictement adaptée à un cas particulier.

Dans ces conditions, il est naturel que pas mal d'auteurs aient cru devoir attirer l'attention des chercheurs sur ces membranes mystérieuses (fragliche, v. LENGERKEN). Dès 1890, BALBIANI lui-même écrivait : « Je n'ai pas besoin de faire remarquer l'intérêt que présenteraient les recherches destinées à nous renseigner plus complètement sur la signification de la membrane péritrophique, son mode de formation et le rôle qu'elle joue dans les phénomènes de la digestion chez les animaux où son existence a été constatée ». En 1927, v. LENGERKEN, peut encore faire observer qu'il n'existe aucune exposition claire concernant ces membranes au triple point de vue de la genèse, de la constitution chimique et de la signification physiologique. Le dernier en date des Traités d'Entomologie (WEBER, 1933), appelle encore de nouvelles recherches sur la question.

C'est M. le Professeur CHATTON qui a attiré notre attention sur la péritrophique, d'abord par ses écrits: « Malgre son importance, elle n'a point encore fait l'objet d'une étude méthodique dans tout le groupe des Arthropodes » (1920), ensuite et surtout par ses suggestions orales à l'époque où nous nous livrions sous sa direction à des recherches expérimentales sur les Flagellés intestinaux des Drosophiles. Nous nous acquittons avec plaisir de notre premier devoir qui est de lui en exprimer respectueusement notre vive reconnaissance.

Que M. le Professeur P. DE BEAUCHAMP veuille bien accepter ici l'expression de notre gratitude pour nous avoir fait l'honneur de juger ce travail.

Nos remerciements vont également à M. le Professeur ROUBAUD, de l'Institut Pasteur, qui a bien voulu nous communiquer des documents et d'intéressantes préparations.

Il nous est agréable de témoigner notre gratitude à M. le Docteur VILLENEUVE, de Rambouillet, et à M. E. SEGUY, du Muséum, pour leurs aimables déterminations ; à MM. AVEL, Maître de Conférences à la Faculté des Sciences de Bordeaux ; DENIS, Chef de Travaux au Laboratoire Arago ; à M. le Pasteur KLEIN, de Strasbourg, et à M. HERTZOG, Professeur adjoint au Lycée d'Haguenau, qui nous ont fourni d'excellent matériel d'étude.

Enfin, nous croyons devoir signaler l'empressement désintéressé dont nous avons, en toute ocasion, bénéficié de la part de l'Industrie de la soie, qu'il s'agisse des Etablissements séricicoles Robert LAUGIER, de Cotignac (Var) ou de l'Union des Gazes à bluter, 11, rue Pizay, à Lyon. Nous les en remercions chaleureusement.

⁂

Nos premières recherches sur les membranes péritrophiques des Insectes remontent à 1926; nous venions alors de nous rendre compte de la dispersion de nos connaissances sur cette question et, en présence de données très diverses, parfois même contradictoires, de reconnaître la nécessité d'une synthèse. Dans le but de contribuer à sa réalisation, nous nous sommes livré a une large prospection à l'intérieur de la Classe tout entière, au hasard des captures, nous efforçant en toute occasion de préciser la structure de la membrane, ses relations topographiques apparentes et surtout son origine réelle, enfin son rôle physiologique. Une pareille entreprise n'est pas sans périls, par cela même qu'elle est souhaitée et attendue, et aussi en raison de ses difficultés propres par lesquelles s'expliquent vraisemblablement, en opposition avec la multiplicité des recherches, la pénurie de documents indiscutables sur les péritrophiques, de même que l'absence de conclusions générales. Nous avons dû soumettre à nos investigations des Insectes très divers, soit à l'état de larve, soit à l'état d'imago; nous avons connu les insuccès dûs aux inconvénients que comporte généralement la technique des chitinophores; il n'est pas jusqu'à la bibliographie de la question qui ne présente des difficultés particulières : tous les mémoires se rapportant de près comme de loin au tube digestif des Insectes ont été lus attentivement et *in extenso,* car bien souvent les auteurs ont pu s'étendre assez longuement sur les membranes qui nous occupent sans que le terme de péritrophique soit une seule fois prononcé.

Nous présentons dans cet ouvrage les résultats actuels de nos recherches, principalement au point de vue de l'anatomie comparée. Afin de posséder une large base de discussion, nous avons réuni la plus grande quantité possible de matériaux. Si nous

avons toujours — dans la mesure du possible — contrôlé sévérement les observations de nos devanciers, nous ne nous sommes pas montré moins rigide à l'égard des nôtres qui ont été reprises plusieurs fois, en variant les conditions, jusqu'à ce que fût obtenu le degré de certitude que nous nous étions imposé. Ainsi croyons-nous avoir comblé des lacunes, relevé ou rectifié par mal d'erreurs et introduit quelques données nouvelles tout en cherchant à réduire la part de l'hypothèse. Enfin, nous n'avons suivi que des méthodes simples.

Ce travail ne sera point précédé d'une Notice historique; l'histoire des péritrophiques, en effet, est celle des questions malheureuses: elle est longue et décousue; les conclusions de nos devanciers ne sont trop souvent que la généralisation hâtive d'un fait d'observation indiscutable, mais particulier et isolé. Si même quelques courants d'opinion parviennent à se faire jour au sein de cette immense confusion, ce n'est pas sans d'importantes déformations d'un auteur à l'autre, ou d'un groupe à l'autre. Ces considérations nous ont donc impérieusement dicté notre méthode d'exposition: nous passerons en revue les principaux groupes d'Insectes, suivant l'ordre systématique introduit par Imms (1925). Pour chacun de ces groupes en particulier, nous exposerons en premier lieu les résultats acquis par nos prédécesseurs, ensuite ceux de nos propres recherches. Alors seulement, nous tenterons de construire à l'aide de ces matériaux, d'établir des relations entre les faits et de dégager quelques idées générales.

PRELIMINAIRES

L'étude d'une péritrophique est étroitement liée à celle du tractus digestif qui la renferme et dont elle n'est qu'une dépendance; elle ne peut avoir de signification que si la membrane est observée *in situ;* en conséquence, chacune de nos descriptions débutera par une étude morphologique et histologique sommaire du tube digestif, tout au moins de ses régions les plus spécialement désignées. Pour cette raison également, nous ne croyons pas inutile, avant d'entreprendre l'exposé des faits, de rappeler les notions généralement admises relativement aux organes de la digestion chez les Insectes ; de plus, afin de prévenir toute équivoque, nous indiquerons avec précision la terminologie utilisée au cours de ce travail.

Esquisse morphologique du tube digestif des Insectes. (Fig. 1)

Le tube digestif des Insectes se compose de trois régions : une région antérieure ou *stomodeum,* une région moyenne ou *mésenteron,* enfin une région postérieure, le *proctodeum.* De ces trois compartiments, le premier et le dernier se raccordent purement et simplement au tégument de l'animal par leur intima chitineuse. Le compartiment moyen, au contraire, possède des cellules à plateau strié plus ou moins important.

Intestin antérieur ou Stomodeum. — *a*) Il existe un *pharynx,* développé surtout chez les Insectes suceurs ou piqueurs; c'est là que débouche le conduit des glandes salivaires lorsqu'elles sont présentes.

b) Au pharynx fait suite l'*œsophage,* plus ou moins allongé, sur le trajet duquel on peut rencontrer deux sortes de dilatations d'aspect bien différent : le *jabot* (Kropf, Crop, Ingluvie) est une poche aux parois minces, parfois placée dans l'axe même de

l'œsophage, parfois sessile, parfois longuement pédiculisée et refoulée jusque dans l'abdomen ; le *gésier* (Kaumagen, gizzard,

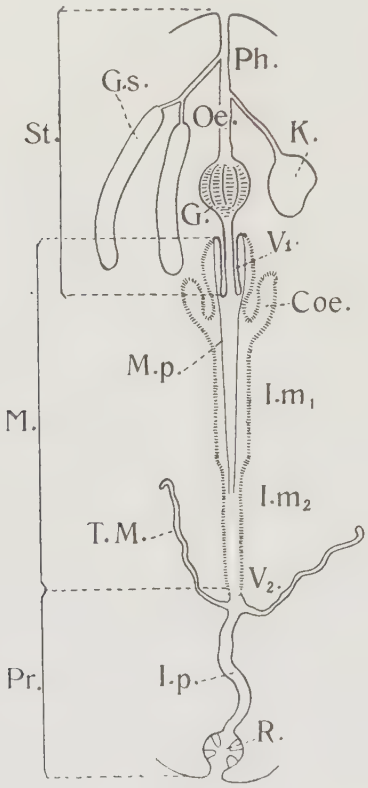

Fig. 1
Schéma théorique du tube digestif d'un Insecte

S*t. Stomodeum.* — P*h,* pharynx; O*e,* œsophage; G.*s.,* glandes salivaires; K, jabot pédiculisé; G, gésier; V_1, valvule œsophagienne.

M. *Mésenteron.* — Im_1, portion proximale chylifique de l'intestin moyen; Im_2, sa portion distale intestiniforme; C*æ,* cæcums gastriques; V_2, valvule pylorique.

P*r. Proctodéum.* — I*p,* intestin postérieur (iléon); T.M., tubes de Malpighi; R, rectum.

M*p*, membrane péritrophique.

fore- or chylific stomac, proventricolo o ventriglio) ou proventricule de certains auteurs, est, au contraire, un organe fortement comprimé qui se compose essentiellement d'une armature chiti-

neuse interne des plus variables noyée dans une puissante musculature.

Le MÉSENTERON ou intestin moyen (estomac, ventricule chylifique, Mitteldarm, mid-Gut, ventricolo), peut être assez souvent subdivisé en deux régions, l'une antérieure proprement chylifique, l'autre postérieure intestiniforme. Sa paroi dessine souvent de gros replis circulaires, ou bien elle est hérissée de villosités externes de taille variable. Dans sa région proximale, le mésenteron porte fréquemment une couronne de cæcums gastriques auxquels on a attribué le rôle d'un hépatopancréas. Les cellules épithéliales de cette région sont pourvues, comme nous l'avons dit, d'un *plateau strié* (Staebchen, Hoerchensaum, Rhabdorium, striated border, orletto).

Le passage du mésenteron au PROCTODEUM est marqué par l'insertion d'un certain nombre de tubes excréteurs de Malpighi qui représentent une formation proctodéale. L'intestin postérieur lui-même se compose d'un iléon suivi d'un rectum la plupart du temps dilaté dans lequel on distingue les vésicules ou papilles rectales.

L'intestin antérieur ne se prolonge cependant pas directement par l'intestin moyen; en réalité, l'œsophage s'emboutit à l'intérieur de ce dernier dont il peut même déprimer fortement la région proximale. Ainsi se constitue une sorte de tube à double paroi, engagé dans la lumière du mésenteron, mais qui appartient entièrement au stomodéum (fig. 2). Cet organe tubulaire a été désigné sous le nom de *valvule cardiaque* ou de *valvule œsophagienne,* ces termes ayant leurs traductions littérales dans toutes les langues. La limite stomodéo-mésentérique doit être cherchée en général au fond du cul-de-sac périvalvulaire et c'est là que, la plupart du temps, les auteurs ont fixé et représenté le point de départ de la membrane péritrophique. Une faible constriction, à la limite du mésenteron et du proctodéum, a été désignée, pour des raisons de symétrie et d'analogie avec les animaux supérieurs, sous le nom de valvule pylorique. D'autres valvules peuvent être rencontrées, variables en nombre comme en situation sur le trajet de l'intestin postérieur, en avant du rectum.

La valvule œsophagienne est toujours présente chez les Insectes, parfois à l'état rudimentaire, parfois au contraire extrême-

ment développée. Dans un certain nombre de cas, en particulier chez les Diptères, elle se trouve recouverte très étroitement par la paroi antérieure du mésenteron qui subit à ce niveau une différenciation accentuée; il se forme ainsi, aux dépens du stomodéum et du mésenteron, un ensemble anatomique qui tend à se séparer du reste de l'intestin moyen par une constriction plus ou moins prononcée et à prendre l'importance d'un organe distinct. Cet organe est un *proventricule*. Imms, dans son Textbook, le considère comme l'homologue d'un gésier, peut-être en raison

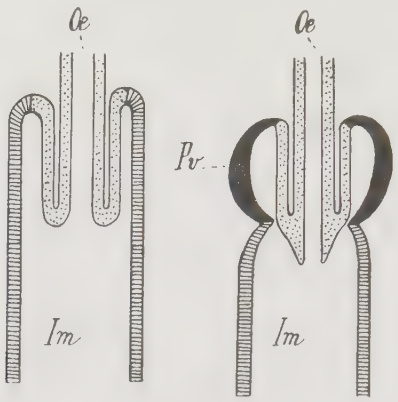

Fig. 2

Passage de l'intestin antérieur (œsophage) à l'intestin moyen. — A droite, cas d'un proventricule (P*v*).

de sa « well marked musculature », mais avec cette réserve qu'il ne contient jamais de dents chitineuses. « It never contains denticles and a valve is usually present ». Nous ferons observer dès à présent que cette musculature, parfois bien marquée en effet, n'intéresse véritablement que la valvule et que, d'autre part, le proventricule d'un Diptère n'est pas une différenciation locale de l'œsophage, mais un organe d'origine mixte, comme nous l'avons dit plus haut. Nous croyons donc devoir attribuer aux termes de gésier et de proventricule des significations différentes; nous donnerons le nom de gésier à toute cencentration musculaire autour de pièces chitineuses sur l'axe stomodéal, et nous appellerons proventricule toute différenciation de la région antérieure

du mésenteron qui renferme une valvule stomodéale plus ou moins musculeuse, mais toujours dépourvue de formations chitineuses massives.

Nous donnons ci-après le schéma du proventricule correspondant à cette définition, simplement pour fixer les idées et préciser les appellations.

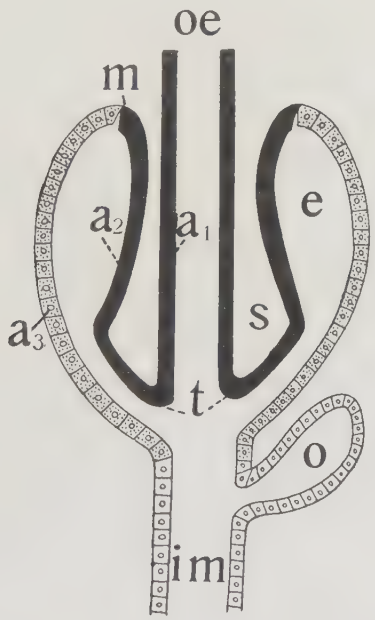

Fig. 3

Représentation schématique du proventricule

Formations stomodéales (intima). — O*e*, œsophage ; a_1, feuillet interne ou direct de la valvule œsophagienne (*repli stomodéal*) ; a_2, feuillet externe ou réfléchi de la valvule ; *t*, bord du repli stomodéal (museau de tanche) ; *m*, sillon antérieur (limite entre l'intestin antérieur et l'intestin moyen).

Formations mésodéales (plateau strié). — a_3, paroi du proventricule ; *im*, intestin moyen ; *o*, cæcum proventriculaire.

Cavités. — *s*, emplacement du sinus sanguin intravalvulaire ; *e*, espace périvalvulaire (chambre du proventricule).

Membrane péritrophique et Entonnoir

A l'époque où Balbiani proposa le terme de péritrophique, on connaissait en réalité, grâce à Plateau (1874-78) et à Schneider

(1887 *a*), deux sortes de formations membraneuses dans le mésenteron des Insectes, ou plus exactement on reconnaissait à la membrane interne deux origines différentes: suivant PLATEAU, la membrane est le résultat d'une sécrétion de l'intestin moyen qui se formerait à la surface des cellules épithéliales proprement dites; pour SCHNEIDER, c'est la *trompe* (Rüssel) formée par les deux feuillets de l'invagination stomodéale qui peut se prolonger par un long tube jusqu'à atteindre l'anus : ainsi se constitue l'*entonnoir* (Trichter), formation spéciale aux larves et imagos qui consomment des matières solides. KOLBE (1893) se range sans réserves à cette conception.

BALBIANI (1890) admet que la membrane péritrophique peut se produire de deux manières différentes: ou bien c'est un prolongement de la membrane cuticulaire de la valvule cardiaque (opinion de SCHNEIDER), ou bien au contraire elle n'est qu'un produit de sécrétion de l'intestin moyen (opinion de PLATEAU).

Pour VISART (1891 et 1894) elle représente simplement, chez les Orthoptères comme chez les Chilognathes, le prolongement de l'intima stomodéale. De même, dans la larve du Chironome et probablement aussi dans celle des Lépidoptères, c'est, pour MAILL et SHELFORD (1897), un prolongement constamment renouvelé (perpetually renoved) du revêtement chitineux stomodéal. Ces deux cas semblent rentrer assez exactement dans la catégorie des entonnoirs. On peut à la rigueur en dire autant des membranes observées par STAMMER (1924) chez les larves des Tabanides et par KRUEGER (1926) chez les larves des Syrphides, puisqu'il s'agit ici d'une sécrétion de la trompe.

En 1913, DEEGENER, s'appuyant sur la connaissance exclusive des Dytiques et de quelques chenilles (*Deilephila*), souligne fortement la distinction qu'il convient de faire entre les deux formations. Il appelle *entonnoir* une formation — encore insuffisamment connue — se rattachant génétiquement à l'intestin moyen. C'est « eine zartwandige membranöse Röhre, welche aus Chitin besteht und die nicht verflüssigte Nahrungsmasse des Darms umschliesst, also vom Epithel sondert ». La *membrane péritrophique* engaîne également la masse alimentaire, mais, en raison de sa nature non chitineuse, « wohl nicht dem Trichter

Anton Schneider's gleich gesetzt werden kann ». Résumons les caractères des deux formations d'après DEEGENER :

Entonnoir. — Tube membraneux à parois minces, libre dans le mésenteron; origine mésodéale; s'étend de la limite Ia/Im jusqu'à l'anus; préserve l'épithélium; moins résistant; nature chitineuse.

Membrane péritrophique. — Tube membraneux à parois minces, libre dans le mésenteron; origine mésodéale; s'étend de la limite Ia/Im jusqu'à l'anus; préserve l'épithélium; plus résistante; nature non chitineuse.

On se rend compte qu'en définitive, aux yeux de DEEGENER, entonnoir et péritrophique ne diffèrent pas essentiellement si ce n'est au point de vue de leur composition chimique, qu'aucune analyse ne vient préciser; d'autre part, c'est la péritrophique, plus résistante que l'entonnoir, qui n'est pas de nature chitineuse.

Malgré tout, l'opinion de DEEGENER est devenue classique. Chez nous, la distinction entre entonnoir et péritrophique a été respectée et maintenue par HENNEGUY (1904). La figure que cet auteur donne de l'entonnoir ne permet pas de douter que ce soit un prolongement du revêtement chitineux de l'intestin antérieur; le texte est, de même, une adaptation assez serrée de celui de DEEGENER: l'entonnoir ne doit pas être confondu avec la péritrophique de BALBIANI, dont la nature chitineuse est pour le moins douteuse.

L'Ecole allemande, et particulièrement celle de Greifswald, a retenu la distinction de DEEGENER. MAX MULLER (1922) s'est efforcé de l'appliquer aux larves des Rhyphides (*Rhyphus* et *Mycetobia*) et KÖNNEMANN (1924) à celles des Limnobiides (*Tipulidae* à l'exception des *Tipulinae*). Ces dernières possèdent, au moins les phytophages, une trompe (Rüssel) plus ou moins musculeuse et allongée; lorsque le boyau membraneux semble prolonger la trompe ou l'engaîne exactement sans interposition d'aucune particule alimentaire, c'est un entonnoir; dans ce cas, la trompe est musculeuse et fonctionne vis-à-vis du tube inerte à la manière d'un compresseur. KÖNNEMANN définit ainsi l'entonnoir sur son origine apparente. Lorsqu'au contraire l'enveloppe du contenu intestinal n'est pas un prolongement de la trompe, mais flotte comme un tube mince autour d'elle, on a affaire à une péritrophique; dans ce cas, la musculature de la trompe reste

faible; celle de l'intestin, très développée par contre, suffit pour assurer la progression du bol alimentaire.

On pourra remarquer que KÖNNEMANN ne fait pas état du critérium de la nature chitineuse de la membrane; de plus, il n'est pas aussi affirmatif que DEEGENER ou qu'HENNEGUY, car il admet que l'entonnoir puisse être sécrété par la trompe. D'ailleurs,il préfère ne pas s'engager à fond dans la discussion et ajoute : « Dabei lasse ich die Frage offen, ob sich durchweg eine scharfe Trennung zwischen beiden Gebilden durchführen lässt; vgl. besonders M. MÜLLER ». BÜTSCHLI, la même année, fait des réserves sur la nature chitineuse des membranes et laisse percer la même incertitude : « Wahrscheinlich dürfte es aber kaum möglich sein, diesen Trichter von der allgemein verbreiteten peritrophischen Membran scharf zu unterscheiden ».

Par contre, DE BOISSEZON (1930) affirme la présence *simultanée* des deux formations chez la larve de *Culex*.

Nous nous contenterons pour le moment d'avoir indiqué cette distinction; si elle ne domine pas toute l'histoire des péritrophiques, elle n'en contient pas moins les deux termes de comparaison auxquels un grand nombre d'auteurs ont eu recours jusqu'ici afin de fixer les idées.

Orientation de la membrane péritrophique

L'orientation des faces de la membrane péritrophique constitue un problème qui mérite réflexion et auquel nous croyons indispensable de consacrer quelques lignes avant d'entreprendre toute description.

CHATTON (1932) appelle face externe celle qui se trouve en contact avec le milieu extérieur, donc avec le flux alimentaire. Cette conception paraît être, en effet, la seule rationnelle parce qu'elle répond bien à la définition même des milieux et à leur distribution dans l'organisme. Elle s'applique d'ailleurs sans difficulté aux lambeaux membraneux considérés dans leurs rapports avec l'épithélium digestif dont ils partagent l'orientation. Elle semble beaucoup plus lointaine lorsqu'on l'étend à la description des tubes uni -- ou multimembraneux, plus ou moins étanches ou régulièrement cylindriques, qui flottent librement

dans la lumière intestinale — à plus forte raison lorsque ces tubes sont considérés isolés de l'intestin. C'est qu'on perd alors trop facilement de vue la notion de milieu physiologique pour ne plus considérer que l'aspect géométrique du tube alimentaire. On ne doit cependant pas oublier que la *face interne du cylindre* n'est en réalité que la *face externe de la membrane péritrophique.*

On désigne sous le nom d'*espace endotrophique* — mieux d'*espace trophique* (Chatton, 1932) — la lumière du tube, et d'*espace péritrophique* le manchon intestinal qui l'entoure. Quant aux membranes constituantes du tube — s'il n'est pas simple — on est bien obligé de les appeler dans leur ordre respectif, la plus centrale étant la plus interne.

TECHNIQUE

Les membranes péritrophiques n'ayant guère été étudiées que d'après les coupes histologiques, nous nous sommes proposé de tirer le maximum de renseignements de l'étude sur le frais, trop négligée à notre sens; en conséquence, nous avons fait une très large part à la dissection. De cette manière, c'est presque toujours en possession de notions morphologiques déjà précises — et non préconçues — que nous avons soumis les tissus vivants à l'action des fixateurs. La plupart du temps, l'étude histologique est venue confirmer ces premiers résultats, en y ajoutant une foule de détails qui échappent à l'observation directe la plus minutieuse. Cependant, dans bien des cas, la méthode des coupes ne s'est pas avérée supérieure à la méthode des aiguilles ; quelles que soient, en effet, les précautions dont on s'entoure, la fixation reste un processus brutal qui introduit des modifications parfois profondes jusque dans la topographie des organes. Les phénomènes de dissolution, les artefacts de précipitation causent autant de surprises à qui vient d'observer *in vivo;* ils pourraient constituer autant d'erreurs pour qui se bornerait à consulter une préparation. En définitive, si l'on tient, pour s'assurer le maximum de certitude, à mener de front les deux méthodes, il est indispensable de connaître exactement le sens et la valeur de la déformation histologique. C'est à cette double étude que nous nous sommes continuellement astreint, en multipliant autant que possible les observations; de même, au risque d'alourdir l'exposé de nos recherches personnelles, nous avons toujours décrit séparément la dissection d'un organe et la lecture des coupes correspondantes.

I. — Etude sur le frais

Qu'il s'agisse de larve ou d'imago, le problème, pour nous, restait le même: obtenir une dissection aussi parfaite que possi-

ble du tractus digestif; puis disséquer à son tour l'intestin moyen (en particulier sa région proximale) afin de reconnaître l'existence d'une enveloppe péritrophique et éventuellement, ses rapports avec les épithéliums. S'il s'agit d'une larve de petite taille (asticot), il suffit de la placer dans une goutte d'eau (1) sur la platine de la loupe binoculaire et de lui trancher la tête au moment opportun. Les contractions énergiques de la larve font jaillir en masse les viscères qu'il devient facile d'étaler en conservant les rapports intéressants et en élaguant les trachées gênantes. En projetant au préalable une goutte de chloroforme sur la larve (*Platyura*), on obtient la contraction prolongée dans une immobilité favorable. KRÜGER (1926) tue les larves d'*Eristalis* par une légère élévation de température; nous préférons mettre à profit l'activité même de l'animal dans ses premières réactions aux anesthésiques.

S'il s'agit d'une grosse larve ou d'un imago, on doit avoir recours, après anesthésie rapide, à la dissection normale dans une cuvette de dimensions appropriées. On se trouve bien, dans ce cas, d'utiliser les épingles micros en nickel, inoxydables, de WAGNER, à Vienne, qu'on manipule elles-mêmes à l'aide de pinces moyennes.

La technique de la dissection varie pour chaque type d'Insecte. D'excellentes méthodes ont été préconisées dans pas mal de cas particuliers (par exemple la méthode de STEPHENS (1911), ou celle d'EYSELL (1913), relatives aux Culicides). Plus généralement, l'Insecte est anesthésié, débarrassé de ses appendices et fixé dans la cuvette. On peut le recouvrir complètement d'eau physiologique; mais, il suffit souvent, après avoir entaillé largement les sclérites dorsaux, de disséquer aux aiguilles à la faveur d'une goutte d'eau déposée avec précaution sur les viscères. Les investigations sont entreprises par la face dorsale et poursuivies en plongeant progressivement — dans le thorax particulièrement, où l'on doit traverser l'importante musculature du vol.

Le tube digestif est reconnu et dessiné *in situ*, puis réséqué et étalé sur lame dans l'eau physiologique. On dissèque aux

(1) Nous avons employé l'eau physiologique à 5 % ou mieux la solution de RINGER.

aiguilles, d'abord sous la loupe binoculaire, et, pour terminer, sous le microscope. Les contractions musculaires, dans ces conditions, se prolongent assez longtemps et permettent de préciser la topographie des organes ; l'admission entre lame et lamelle d'une goutte d'acide acétique (ou d'acide sulfurique) a le double avantage d'éclaircir la préparation extemporanée et de provoquer des déplacements d'organes, des dissociations ou même des ruptures dont on peut tirer le meilleur parti. Les éclaircissants sont d'un grand secours lorsqu'ils sont employés judicieusement. Dans cet ordre d'idées, nous avons fait usage, après Amann et Langeron (1905-1911), du lactophénol et surtout de l'orthochlorophénol.

L'examen des déjections nous a fourni, naturellement, de précieux renseignements, qu'il s'agisse de la défécation naturelle ou d'une évacuation provoquée.

II. — **Etude histologique**

Du point de vue topographique, la fixation *in toto* semble de loin la meilleure; un grand nombre d'histologistes ont recommandé de tuer les larves par l'eau très chaude. Van Rees applique en 1889 cette technique à *Musca domestica;* Rengel l'emploie pour *Tenebrio* (1896) et pour les *Hyménoptères Aculéates* (1903); elle est reprise par Mœbusz (*Anthrenus,* 1897), par Karawaiew (Fourmis, 1897-98 et *Anobium,* 1899). C'est également la technique de Russ (Trichoptères, 1908) et de Schœnemund (*Perla,* 1912).

Ce procédé est excellent, à condition de le considérer comme un stade préliminaire dans le processus de fixation et, par conquent, d'agir vite, à une température voisine de 80° C. Nous ne faisons que plonger la larve dans l'eau chaude; comme elle s'immobilise instantanément, il devient facile de pratiquer dans le tégument des incisions destinées à faciliter la pénétration du liquide fixateur. Une larve ébouillantée qui serait à rejeter pour la dissection représente au contraire un matériel de choix en vue d'une étude histologique.

Néanmoins, il peut être avantageux de fixer les organes isolément. Dans ce cas, le tube digestif est maintenu dans ses rap-

ports naturels au sein du plasma de l'animal et sans addition d'aucun intermédiaire isotonique; nous déposons lentement le fixateur sur ces tissus déjà anesthésiés, de manière à réaliser une sorte de fixation progressive ainsi que le conseille RUBENTHALER (1908). Alors seulement les fragments organiques convenablement repérés, orientés et durcis sur place sont détachés et précipités dans le fixateur. C'est ce procédé que nous avons utilisé exclusivement pour les larves ou adultes de grande taille.

Nous nous sommes servi des fixateurs couramment employés, en premier lieu le picroformol de BOUIN et, de préférence, le liquide de BOUIN-DUBOSCQ qui nous a donné les résultats les plus constants. Les fixateurs à base de sublimé ne nous ont pas paru supérieurs aux précédents (sublimé acétique de MŒBUSZ, ZENKER, GILSON, etc.), non plus que la formule de MANN.

Nous avons obtenu de bonnes coupes du tube digestif (larve de Chironome) en associant à l'acide picrique le *diaphanol* (1), vanté comme désincrustant par P. SCHULTZE (1922-24).

Le mélange était le suivant :

Solution saturée d'acide picrique dans l'alcool à 90°	2 parties
Diaphanol	1,5 —
Acide acétique crist	0,5 —

Ce fixateur nous a permis de mettre nettement en évidence la membrane péritrophique; en même temps, il assurait une excellente différenciation des tissus.

Pour ramollir la chitine, source de la plupart des difficultés spéciales que comporte la technique des Arthropodes, nous avons essayé sans grand succès divers fixateurs préparés à cet effet. Nous n'avons rien obtenu de la technique de BEDAU (1910) qui faisait macérer ses pièces de 24 à 48 heures dans le Seifenspiritus des pharmaciens.

Par contre, le mélange d'HENNINGS (1900), employé avec succès par KOCH (1913) sur *Psychoda*, nous a permis de réaliser d'excellentes sections transversales ou longitudinales de larves de *Culex* fixées *in toto*. Rappelons sa composition :

---

(1) Chlordioxydessigsäure, Hollborn, à Leipzig.

Acide azotique concentré	16	parties
Acide chromique à 0,5 %	16	—
Sol. de sublimé à saturation dans l'alcool à 60°	24	—
Sol. aq. saturée d'acide picrique	12	—
Alcool absolu	40	—

Ce fixateur énergique, qui est à renouveler fréquemment, ramollit la chitine tout en respectant malgré sa teneur en acide azotique, l'intégrité stucturale des tissus.

Toutes nos inclusions ont été faites à la paraffine, en portant l'objet déshydraté, parfois après un séjour plus ou moins prolongé dans l'essence de cèdre, dans deux bains successifs de paraffine à 40° puis à 56-58°. Nous avons généralement débité en coupes de 5 μ; lorsque les circonstances l'exigeaient, nous sommes descendu jusqu'à 1 ou 2 μ; inversement, certaines sections (gésiers d'Orthoptères par exemple) n'ont pu être réussies que sous une épaisseur de 7,5 à 10 μ. Les difficultés étaient dues surtout à la présence des armatures chitineuses de l'Insecte ; néanmoins, on obtient d'une façon générale de bonnes coupes toutes les fois que le tractus digestif est à l'état de vacuité naturelle ou provoquée; il devient, par contre, impossible de les réussir sans déchirures graves lorsqu'il renferme des pièces chitineuses ingérées (Insectes carnassiers) ou des débris végétaux plus ou moins concrétionnés (diverses larves ou adultes phytophages), ou simplement des collections sanguines durcies (*Culex, Musca corvina*). Nous avons laissé jeûner l'animal pendant un certain temps toutes les fois qu'il a été possible de prendre cette précaution; nous n'avons jamais cherché à le débarrasser mécaniquement de son contenu intestinal, quelle que soit la facilité avec laquelle le boyau péritrophique laisse parfois circuler le bol alimentaire. A plus forte raison n'avons-nous jamais extirpé la membrane péritrophique, en dépit des avertissements de Vignon (1901) qui explique par une fixation défecteuse, due à la présence de cette membrane, les aspects si particuliers que Verson a eus sous les yeux, et les erreurs commises par Schiemenz et Balbiani.

En ce qui concerne les colorations, nous ne nous sommes guère écarté des teintures ayant depuis longtemps fait leurs preuves; il a fallu tenir compte du fait que le protoplasme de l'intestin

moyen des Insectes, au moins dans la région antérieure ou proventriculaire, absorbe énergiquement les colorants nucléaires et donne des images opaques qu'il est malaisé, voire impossible de différencier.

Nous avons finalement arrêté comme suit notre *technique de double coloration Glychémalun-Eosine :*

Glychémalun, 15 minutes environ (formule de MAYER, ou mieux de CARAZZI, en employant l'hématéine GEIGY, de Bâle).

Différenciation rapide dans l'eau acidulée par HCl;

Virage dans une solution alcaline (bicarbonate de soude à 1 %);

Eosine à 1 % de 2 à 5 minutes (nous avons également employé l'Erythrosine ou l'Orange G, ou un mélange de ces colorants).

Montage rapide au baume.

La méthode trichrome de PRENANT, reprise et modifiée par CHATTON, constitue une excellente méthode topographique à laquelle nous avons à l'occasion demandé un complément de précision. Nous appliquions alors à la lettre la technique proposée par CHATTON (1919) qui consiste, comme l'on sait, à colorer le cytoplasme par un mélange intime de Vert-Lumière FS et d'Eosine Grübler WG (wasserlöslich gelblich) en solution saturée dans l'alcool à 90°. On différencie par l'alcool (95°) acétique (5 %).

Enfin, nous avons obtenu d'assez belles images en traitant les coupes par l'azur-éosine de GIEMSA.

Nos observations ont été faites au microscope binoculaire stéréoscopique GREENOUCH à tubes parallèles, de LEITZ et au microscope binoculaire de LEITZ.

Les microphotographies furent exécutées soit avec la chambre légère de MAKHAM qui se place sur le microscope, soit avec la chambre verticale d'HEGENER et ses oculaires spéciaux HOMAL ZEISS.

PREMIÈRE PARTIE

Exposé des faits

LES FORMATIONS PERITROPHIQUES DANS LA SERIE ANIMALE

Au moment d'aborder l'exposé des faits d'observation dans la Classe des Insectes, nous pensons qu'il peut être intéressant d'embrasser d'un coup d'œil l'extension des formations membraneuses intra-intestinales chez les représentants de divers groupes de la série animale. Cette revue rapide, forcément très incomplète, servira néanmoins de cadre général à notre étude et nous permettra de faire, en mainte occasion, d'utiles comparaisons.

***

Annélides Polychètes. — Brasil (1904), dans son intéressant travail sur la Pectinaire, signale, couchée sur la bordure en brosse, une membrane cuticulaire qui se colore fortement ; son adhérence au plateau est toutefois des plus précaires : elle s'en détache facilement lors des manipulations histologiques, et sous la poussée des cellules épithéliales caduques. Peut-être ne représente-t-elle que l'ensemble des granulations supérieures des éléments de la brosse; dans tous les cas, elle est, pour B., tout à fait comparable à la péritrophique des Arthropodes.

Mollusques. — On sait que Th. Barrois a décrit en 1890, dans l'estomac des Lamellibranches, une formation particulière, sorte de moule interne gélatineux qui se colore comme le stylet

que renferme le cæcum des mêmes animaux. Il semble bien qu'elle se détache de l'épithélium dont elle occupait primitivement la surface, et tout se passe comme si elle entraînait avec elle une partie du protoplasme sous-jacent. C'est la *flèche tricuspide* que BALBIANI et HENNEGUY se sont plu à rapprocher du Trichter d'A. SCHNEIDER. Une formation analogue se rencontre, en effet, en tant qu'appareil de protection chez tous les Insectes qui se nourrissent de corps durs. SCHNEIDER l'avait d'ailleurs observée chez certains Gastropodes (*Lymnaeus, Limax, Arion, Helix*). Or, plus que n'importe quel autre animal, le Lamellibranche a besoin d'une protection intra-intestinale. Celle-ci se poursuit jusque dans l'intestin postérieur, mais d'une manière indirecte, grâce à une pâte visqueuse, onctueuse, résultant de la liquéfaction de la substance de la *tige cristalline* qui fond pour ainsi dire comme une chandelle pour faciliter la progression du bol fécal !

Nous avons nous-même reconnu la présence d'une enveloppe alimentaire chez les Aplysies, les Planorbes.

Arthropodes. — C'est chez les Arthropodes que les membranes intestinales ont été signalées le plus souvent et décrites avec le plus de détail.

Elles existent chez les Branchiopodes (*Branchipus*) et les Ostracodes, suivant BÜTSCHLI (1924). Il en existe de bien développées chez les Cladocères (*Daphnia*) qui ont fait, à ce point de vue, l'objet de recherches spéciales de la part de CHATTON, et auxquelles nous consacrons nous-mêmes quelques pages dans le présent travail.

DARWIN (1851-1854) indique, à l'intérieur de l'estomac des Cirripèdes Lépadides une membrane épithéliale mince, mais résistante, anhiste et complètement transparente. Cette membrane est de nature chitineuse, résiste à l'action de la potasse et s'étend de l'œsophage au rectum. Elle est à ce point distincte des parois de l'estomac que M. MARTIN-SAINT-ANGE y voulait voir un organe propre, comparable au tube clos de certaines Annélides. Chez les Balanides, il existe de même une sorte de moulage de l'estomac rejeté en bloc avec les excréments.

FREY-LEUCKART (1847), GAMROTH (1878) n'ont pu découvrir ou se sont abstenus de décrire aucune membrane dans l'intestin

des Lémodipodes. Par contre, HALLER (1880) mentionne un tube chitineux dans l'intestin moyen des Caprelles; mais il précise qu'on doit se garder de parler, comme le fait BRUZELIUS, d'un revêtement de la paroi interne de l'intestin. Il ne s'agirait pas là d'une formation comparable à celles que nous connaissons chez un grand nombre d'Insectes, mais bien de l'intima œsophagienne qui est suspendue dans l'intestin dont elle ne touche nulle part les parois. Par ailleurs, DOHRN décrit comme tube librement suspendu dans le Chylusdarm une simple apophyse d'un appareil auxiliaire antérieur.

Chez l'Ecrevisse, il existe, d'après CUÉNOT (1895) un entonnoir représenté par la valvule pylorique dorsale qui est suspendue jusque dans l'intestin terminal. Contrairement à l'opinion d'HUXLEY et de MOCQUARD, ce n'est pas une valvule au sens physiologique du mot, ainsi que C. a pu s'en rendre compte expérimentalement. Mais toutes les matières alimentaires solides s'engagent, comme l'a observé FRENZEL, dans ce cornet qui joue ainsi un rôle protecteur vis-à-vis de l'épithélium délicat de l'intestin moyen. C. remarque de plus un cordon cylindrique enveloppant les excréments, sorte de membrane péritrophique probablement sécrétée par les glandes du bourrelet intestinal (valvule pylorique des auteurs).

Myriapodes. — L'épithélium du mésenteron est dépourvu de cuticule (PLATEAU, 1878); LÉGER et DUBOSCQ (1902), n'en figurent pas non plus. Cependant, chez les Myriapodes carnassiers, PLATEAU décrit une enveloppe membraneuse très mince « résistant à des agents chimiques énergiques », qui entoure la colonne des excréments et s'oppose à toute action digestive ultérieure *(Lithobius, Himantharium)*. Cette enveloppe se forme sur place dans l'intestin moyen par une sécrétion particulière; elle n'existe pas chez les végétariens (*Iulus*).

Rappelons que c'est à propos d'un Chilognathe Scolopendride *(Cryptops)* que BALBIANI a créé le terme de péritrophique. La valvule œsophagienne des Myriapodes « construite sur un plan très analogue à celui des Insectes », n'est cependant pas invaginée dans le mésenteron sauf chez *Scutigera*, s'il faut en croire HAASE. B. définit plus exactement le péritrophique comme une

« membrane cuticulaire de la valvule qui se prolonge sous la forme d'un tube libre, inclus dans le canal alimentaire jusqu'à sa terminaison à l'anus » et qui se régénère sans cesse dans sa partie antérieure. On sait que Gibson-Carmichael (1884-85) indique lui aussi que les aliments, après un séjour prolongé dans l'intestin, prennent l'aspect d'une colonnette solide entièrement entourée d'une membrane anhiste vue pour la première fois par Plateau, dit-il, mais dont l'origine reste encore à découvrir. B. est plus affirmatif : « Sur les coupes transversales de l'intestin moyen, colorées par le carmin, on trouve autour de la masse alimentaire une fine membrane plissée, assez vivement colorée, tantôt partout en contact avec l'épithélium, tantôt séparée par places de celui-ci. Sur certains points de cette membrane, surtout là où elle est vue à plat, on observe des plaques plus ou moins étendues qui semblent formées de petits éléments cellulaires probablement détachés de la couche épithéliale sous-jacente ». On retrouve cette membrane dans les coupes de l'intestin postérieur (*Cryptops punctatus, C. hortensis* et aussi *Lithobius*). B. pense en dernière analyse que la membrane péritrophique peut être, ainsi que nous l'avons déjà vu, soit un prolongement de la valvule cardiaque, soit une sécrétion de la muqueuse mésentérique.

Les observations que nous avons pu faire sur *Lithobius* nous ont permis de constater que les aliments sont entourés d'une sorte de gelée dont la consistance augmente progressivement de l'avant vers l'arrière; sous le microscope, on peut avoir l'illusion d'une membrane élastique, mais très fragile, qui, traitée par $SO^4 H^2$, se dissout instantanément et sans résidu.

Arachnides. — Dès 1843, Tulk constate que, chez les Phalangides, les résidus sont entourés d'une enveloppe membraniforme probablement sécrétée sur place.

Millot (1926) a montré que chez les Araignées la fonction sécrétrice de l'intestin postérieur est incontestable; tout le long de la bordure, en effet, existent de fines gouttelettes qui se fusionnent en une couche continue basophile, de nature chimique d'ailleurs mal précisée. Cette membrane doit être perméable et fait penser à celle que Van Gehuchten a décrit chez *Ptychoptera.*

Dans un mémoire publié en 1909, Samson décrit le tube digestif d'*Ixodes ricinus* et observe que lorsque le sang a été entièrement absorbé par les cellules intestinales, l'intima (du mésenteron) « quillt stark auf und löst sich allmählich ab. Sie liegt dann als geschlängeltes Band im Lumen des Darmes und erinnert in ihrer Erscheinungsweise sehr an die membrane péritrophique im Insekten Mitteldarm ». S. avait en vue la péritrophique de *Chrysopa* qui venait d'être étudiée par Mc Dunnough.

Vertébrés, Batraciens. — Chez tous les Anoures, mais surtout chez les Urodèles, les fèces sont entourées, suivant Héron-Royer (1888), d'une sécrétion blanche, opaline, provenant sans doute des parois du rectum et qui se présente avec l'allure d'une péritrophique sur la figure qu'en donne l'auteur.

Enfin, rappelons que, dans son Traité magistral, Berlese admet que « cosi la peritrofica corrisponde a puntino all'involucro mucoso del cibo nell'intestino dei Vertebrati ».

CHAPITRE PREMIER

APTERYGOTES — PLECOPTÈRES
EPHEMEROPTÈRES
ODONATES — NEVROPTÈRES — TRICHOPTÈRES
MECOPTÈRES

Aptérygotes (Thysanoures, Protoures, Collemboles)

Le tube digestif des Aptérygotes se réduit à un simple tube rectiligne ou légèrement incurvé (Willem, 1899-1900) dont la région la plus dilatée correspond à l'estomac (Oudemans, Collemboles).

Nous rapporterons brièvement les observations de Sommer (1885) sur les Podurides; les recherches de ses devanciers (Nicolet, 1841, Von Olfers 1862, J. Lubbock 1857, Tullberg 1871) se ramènent, en effet, à l'examen macroscopique et concernent presque exclusivement les pièces buccales. S. représente, chez *Macrotoma plumbea*, au débouché de l'œsophage dans l'intestin moyen, une « papille » ventrale en forme de bourrelet saillant, bordée intérieurement par une fine membrane qui prolonge l'intima du stomodéum. Il considère cette papille comme un réservoir glandulaire — sans déversoir apparent — et voit dans la poche dorsale qui lui correspond l'équivalent possible d'un proventricule réduit (1). Les coupes histologiques menées chez les Insectes qui sortent d'une mue permettent d'observer une bordure en brosse régulière qui en impose à première vue pour une épaisse cuticule réfringente. La lumière intestinale est occupée par une

(1) Il s'agit vraisemblablement d'une valvule œsophagienne possédant un plan de symétrie ; le cas n'est pas isolé ; nous en rencontrerons d'autres exemples au cours de cette étude.

sorte de boyau cylindrique allongé, prenant fortement les teintures et qui se raccorde en avant et en arrière avec l'intima des compartiments digestifs correspondants. « Dieses wurstförmige Gebilde war nach aussen von einer deutlichsichtbaren Membran umgeben und stand mittels dieser in einem innigen Zusammenhang mit der schon losgelösten alten Chitincuticula sowohl des Vorder als auch Enddarmes». La membrane en question serait une mue de l'épithélium du mésenteron dont la régénération aurait lieu en concordance avec l'exfoliation cuticulaire du stomo et du proctodéum. Ainsi, S. admet — sans le démontrer — le synchronisme entre la mue tégumentaire, qui a lieu environ tous les 14 jours, et celle du tractus digestif tout entier. Toutefois, si le boyau trophique peut être extirpé en totalité par l'anus, il n'en reste pas moins vrai que le revêtement chitineux de l'intestin antérieur comme celui de l'intestin postérieur sont rejetés avec la dépouille exuviale. Il est donc certain — et les coupes transversales le montrent jusqu'à l'évidence — que l'enveloppe alimentaire représente une mue épithéliale massive en bon état de conservation.

Recherches personnelles. — Nous pouvons ajouter aux observations de Sommer le résultat de nos propres dissections et de nos recherches histologiques sur un Thysanoure (*Lepisma saccharina* L.). L'intestin du Lépisme montre, à la suite d'un renflement allongé en forme de jabot, (fig. 4), un gésier musculeux doublé intérieurement d'une armature de plages et de poils de chitine jaune. L'œsophage ainsi renforcé débouche, en l'absence de valvule proprement dite, dans l'intestin moyen. En conséquence, il paraît difficile de donner le nom de proventricule à la faible dilatation qu'il subit à ce niveau. L'épithélium moyen est épais, composé de massifs de cellules allongées disposées en éventails et pourvues d'une bordure en brosse typique; toutefois, lorsque ces cellules entrent dans une phase de sécrétion active, la bordure se trouve complètement bouleversée par la sortie des gouttelettes; on trouve alors dans la lumière intestinale une sorte de membrane, à l'état fragmentaire dans la région antérieure, plus épaisse dans la région postérieure, rétrécie, du mésenteron. Là, elle constitue une sorte de boudin, visible par transparence

sur le frais, dont les parois épousent les sinuosités de l'épithélium. De même que nous n'avons pas décrit de proventrivule *s. str.*, de même nous ne croyons pas pouvoir considérer comme une péritrophique vraie la mue intestinale massive qui entoure les ingesta. D'autre part, l'intestin postérieur est dépourvu de toute membrane interne; on peut donc penser que cette mue est éva-

Fig. 4
Schéma de la région antérieure du tube digestif de *Lepisma saccharina*

cuée périodiquement en même temps que les aliments qu'elle renferme.

Plécoptères

Le tube digestif de la larve de *Perla* a fait l'objet d'une description de la part de Pictet qui en donne une excellente figure. Plus tard, les Perles sont étudiées dans leurs grandes lignes par Imhof (1881), et par l'Ecole de Munster; les Thèses de Schœnemund (1912) et de Schwermer (1914), très sommaires par ailleurs, ne renferment aucune allusion aux membranes internes.

Recherches personnelles. — Nous rapporterons brièvement les résultats de nos observations sur la larve de *Perla* sp. Cette dernière est carnassière, mais se nourrit à l'occasion de détritus de plantes comme l'a observé SCHWERMER. Elle possède un tube digestif droit, sans circonvolutions. L'intestin antérieur, renflé, de couleur brun foncé, débouche, après s'être rétréci, dans un intestin moyen excessivement court (2,4 mm., soit la moitié de la longueur du jabot) et ce rétrécissement se trouve encadré d'une couronne de 8 cæcums. Une cinquantaine de tubes de MALPIGHI jalonnent l'emplacement de la valvule pylorique. Sur le frais, nous n'avons pu observer ni valvule œsophagienne, ni péritrophique; le bol alimentaire semble simplement entouré d'une gaîne mucilagineuse indépendante de l'épithélium. Mais les coupes longitudinales nous révèlent l'existence d'une valvule, à la vérité très courte, terminant une sorte de bouchon-filtre à parois fortement chitinisées qui paraît jouer le rôle d'un gésier. L'intima œsophagienne, y compris celle de la valvule, est hérissée de pointes chitineuses mousses. Nous ne trouvons aucune différence de structure entre l'épithélium du mésenteron et celui des cæcums : la brosse, régulière et homogène, possède un alignement basilaire des plus nets; dans certaines régions, elle est plus ou moins bouleversée et masquée par la sortie des gouttes de sécrétion. Immédiatement au-dessous d'elle, le protoplasme est souvent strié dans le même sens (zône ectoplasmique de VIGNON). Il existe un sac trophique peu distinct dans sa partie antérieure, de plus en plus marqué à mesure qu'on se rapproche de la région pylorique où il vient buter contre une sorte de valvule comparable au filtre œsophagien et qu'il ne peut franchir.

Les Plécoptères, au moins à l'état larvaire, sont donc dépourvus de proventricule; leur valvule est extrêmement réduite; des lambeaux membraneux se détachent de l'épithélium suivant un processus que nous n'avons pu saisir; à la partie postérieure de l'intestin moyen, ces lambeaux s'organisent en un tube cylindrique.

Nous retiendrons néanmoins de cette courte étude la présence d'un *alignement basilaire du plateau strié,* et l'existence possible d'une *zone ectoplasmique.*

Ephéméroptères

Dès 1889, Fritze a observé que le bord libre des cellules de l'intestin moyen, chez les larves des Ephémérides, était recouvert d'une membrane ininterrompue, mince, fortement réfringente et qui, à un fort grossissement, se montre constituée, comme Frenzel l'a établi pour un grand nombre d'autres Insectes, par un assemblage de cils disposés parallèlement. Aucune figure ne venant à l'appui de sa description, il est difficile de savoir exactement de quelle formation il s'agit; toutefois, les caractères de cette « membrane » paraissent bien être ceux d'une bordure normale.

Drenkelfort (1910), décrivant en détail, chez les mêmes larves, la structure de l'intestin, mentionne, de dehors en dedans, après une mince péritonéale, les deux musculaires habituelles, un épithélium cylindrique que délimite en dedans une *membrane particulière;* mais il n'en dit pas davantage. Une de ses figures cependant (pl. 41, fig. 20), représente le bol intestinal entouré d'une formation membraneuse dont l'aspect est celui d'une péritrophique et qui porte la légende Tri (Trichter ?).

En ce qui concerne l'adulte, Sternfeld (1907) s'est borné à montrer le rôle « aérostatique » du tube digestif, fonction nouvelle qui s'est substituée à la fonction fondamentale en corrélation avec la régression des pièces buccales, décelable chez la nymphe, le subimago et qui devient totale chez l'imago.

Recherches personnelles. — Nous avons étudié les larves de *Cloeopsis* sp. et celles d'*Ephemera* sp.

La larve de *Cloeopsis* possède un tube digestif simple, allongé, sans circonvolutions, régulièrement cylindrique. Un œsophage étroit conduit dans une sorte de ventricule qu'une légère constriction sépare de l'intestin moyen. Le $\frac{1}{4}$ antérieur de ce dernier est marqué par une sorte de bourrelet annulaire. A la suite de la région malpighienne, l'intestin postérieur débute par un jejunum bien caractérisé. La moindre déchirure de la paroi du mésenteron détermine la hernie d'un sac trophique fin et transparent qui renferme les débrits chitineux absorbés par la larve, fait qui implique l'absence de toute filtration dans la région antérieure;

le stomodéum est, en effet, très court et dépourvu de gésier. L'espace péritrophique est rempli d'une gelée de couleur sombre qui représente les produits élaborés de la digestion.

La paroi du sac interne n'est pas simple : chez une toute jeune larve, nous observons nettement deux feuillets superposés; chez une autre plus âgée, on peut en compter environ une demi-douzaine qui entourent étroitement le boyau alimentaire et semblent moulées sur lui. Elles se dissolvent dans l'acide sulfurique pur. Le boyau alimentaire peut être suivi jusqu'au niveau des tubes de Malpighi et même plus loin; une défécation provoquée amène l'évacuation de crottes cylindriques emballées.

Antérieurement, le tube trophique vient s'insérer sur une valvule œsophagienne assez rudimentaire, réfringente et transparente, disposée en collerette. Cette valvule, suivant l'expression imagée du Dr Brocher, apparaît comme « non mouillable »; elle retient le boyau membraneux qui y adhère fortement; toutefois l'addition d'une goutte d'acide acétique au liquide de la préparation permet de l'en séparer mécaniquement et de prouver qu'elle n'a avec la valvule que des rapports de contiguité. Les différentes membranes composantes sont rigoureusement parallèles entre elles et à la surface libre de l'épithélium dont elles dérivent manifestement. Des adhérences peuvent s'établir entre deux membranes voisines; mais dans ce cas, la membrane plus épaisse qui résulte de la fusion peut être à son tour dissociée par des moyens mécaniques.

Nous avons fait l'étude histologique de l'intestin chez des larves fixées *in toto*. Les cellules épithéliales du mésenteron sont grandes et allongées; leur noyau est volumineux, central ou reporté vers la base et possède un corpuscule fortement chromatique entouré d'une couronne de grains fins. La bordure est homogène et très nette. Traité par l'hématoxyline, l'épithélium prend une coloration d'un bleu violacé uniforme sans que la région antérieure montre en général beaucoup plus d'affinité pour ce colorant. Toutefois, la paroi de l'ampoule proximale possède une épaisseur pouvant aller jusqu'au double de celle de la paroi intestinale; l'ampoule elle-même se trouvant, comme on l'a vu, séparée du reste de l'intestin par une légère constriction annulaire, on peut penser, dans ces conditions, qu'elle ait la valeur

anatomique d'un proventricule. L'examen des péritrophiques viendra confirmer dans une certaine mesure cette manière de voir.

Le *tube péritrophique* est complexe; la plus extérieure des membranes qui concourent à sa formation se trouve en rapport avec l'épithélium de la région ventriculaire antérieure. Au delà de la valvule pylorique, le boyau s'engage dans un intestin postérieur aux parois fortement musculeuses et s'appuie sur l'intima proctodéale la plupart du temps décollée et qui, à première vue, pourrait en imposer pour une péritrophique postérieure; on peut le suivre jusqu'à l'anus.

Les *membranes péritrophiques.* — Si l'on examine un fragment d'épithélium (fig. 5), on voit, couchée sur la bordure en

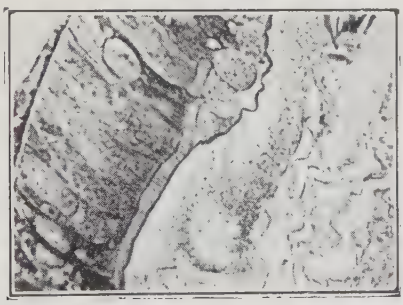

Fig. 5

Larve de *Cloeopsis* sp. — Fragment d'intestin moyen montrant la membrane péritrophique soulevée par les gouttes de sécrétion (microphot. × 395).

brosse, une membrane ininterrompue relativement épaisse et fortement teintée d'hématoxyline. Cette limitante externe se dissocie toutefois facilement du plateau qu'elle recouvre: en effet, dès que les gouttelettes de sécrétion insinuées parmi les stéréocils parviennent à leur extrémité, elles provoquent le décollement de la membrane qui se trouve, à cet endroit, repoussée dans la lumière de l'intestin. Ce processus, s'étendant peu à peu à tout l'épithélium, entraîne la libération complète d'une membrane composante. La délamination de la péritrophique élémentaire

apparaît donc comme la conséquence de l'activité sécrétoire de la cellule. Il peut arriver qu'au cours de la sécrétion parfois violente la bordure soit à peu près entièrement désagrégée. De toutes façons, la bordure qui n'est plus protégée ne tarde pas à disparaître. La cellule traverse alors une période d'inactivité sécrétoire durant laquelle l'épithélium régénère une nouvelle bordure et reprend son aspect normal.

Nous avons pu nous rendre compte que le processus de déla-

Fig. 6
Larve de *Cloeopsis* sp. — Epithélium de la région antérieure de l'intestin moyen. — p_1, p_2, p_3, péritrophiques successives; Br_1, bordure jeune; Br_2, bordure en voie de disparition.

mination n'affecte pas en même temps toute la longueur de l'intestin. Tout se passe au contraire comme s'il débutait à sa partie postérieure pour se propager régulièrement d'arrière en avant. On peut reconnaître, en effet, si l'on parcourt attentivement l'épithélium, l'existence simultanée de plusieurs bordures en brosse d'âge différent, dont la plus antérieure, qui est la plus âgée, recouvre à son extrémité distale le début de la seconde et ainsi de suite. Ainsi s'explique la présence, à ces niveaux d'interférence, de bordures superposées (fig. 6).

Il est évident *a priori* que pendant ce temps les plus internes des membranes trophiques s'usent ou se déchirent au contact des aliments et sont appelées à disparaître plus ou moins rapidement.

Dans quelques cas, malheureusement isolés, il nous a paru que le tube péritrophique était en relation, à son extrémité antérieure, avec un massif périvalvulaire particulier. Les cellules de ce bourrelet, limité par le sillon antérieur, ne se distinguaient d'ailleurs par aucun caractère des cellules banales du mésenteron si ce n'est peut-être par leur bordure plus élevée. Il est possible toutefois que ce massif coopère à la production des membranes. Il pourrait servir en tout cas à fixer antérieurement le boyau alimentaire en assurant son étanchéité; il s'opposerait au passage des aliments dans l'espace péritrophique dans le cas où la force d'adhérence du tube à la valvule viendrait à se trouver accidentellement vaincue.

Nous n'avons pu réussir, chez les larves de *Cloeopsis,* à découvrir l'origine de la membrane de bordure qui fournira l'un des éléments du tube péritrophique; mais l'intestin moyen de certains Orthoptères (*Phasgonura*) constitue un matériel plus favorable et nous permettra sinon de résoudre ce problème, du moins de le discuter avec plus de précision.

Larve d'Ephemera sp., étudiée sur le frais. — Les larves d'*Ephemera* possèdent elles aussi un sac péritrophique composé qui adhère à une valvule œsophagienne très courte, plissée circulairement, non mouillable. Les membranes, qui dérivent comme chez *Cloeopsis* de l'épithélium mésentérique, sont transparentes et par suite difficiles à distinguer chez les larves soumises à un jeûne prolongé. Celle-ci traînent un boyau membraneux qui sort de l'anus et qui se débite, par suite des mouvements brusques de l'animal, en fragments de 8 à 10 mm. La paroi de ce sac est continue et cède assez facilement à la traction; à vide, elle est plissée longitudinalement. Elle se dissout sans résidu dans $SO^4 H^2$.

Il existe un sac péritrophique chez la larve au sortir de la mue.

Dans le cas de la larve d'*Ephemera,* il semble que la membrane trophique soit évacuée d'une manière permanente par

l'anus et nous devons admettre en conséquence la nécessité d'une production continue compensatrice à l'intérieur de l'intestin moyen.

Odonates

Les larves des Odonates ont fait l'objet de recherches détaillées de la part d'Amans (1881), de Sadones (*Libellula,* 1895) et, quelques années plus tard, de Voinov (*Aeschna,* 1898, a, b, c). Nous exposerons brièvement les résultats auxquels sont parvenus ces auteurs pour les comparer ensuite à ceux de nos propres recherches qui, précisément, en ce qui concerne les Anisoptères, ont porté sur le même matériel. Sadones, s'il faut en croire Vignon (1901), « parle d'un anneau spécial de cellules épithéliales placées tout au sommet de l'intestin moyen et qui seraient, probablement, chargées de sécréter la membrane péritrophique », mais ne précise pas davantage. Or, nous avons lu le mémoire entier de Sadones avec la plus grande attention. Nous y avons relevé ce pasage: « Avant de s'unir à l'épithélium de l'intestin moyen, il (l'épithélium antérieur) subit quelques modifications: les cellules, de cuboïdes qu'elles étaient, deviennent de plus en plus hautes, tout en restant très étroites; le protoplasme et le noyau y conservent les mêmes caractères morphologiques, mais présentent une plus grande affinité pour les matières colorantes. Au niveau de cet épithélium épaissi, la cuticule mince ne se sépare guère de sa matrice. » Immédiatement après, c'est, sans transition, le passage à l'intestin moyen. Nous avons pu vérifier point par point l'exactitude de cette description, à cette différence près que l'affinité du massif différencié pour les colorants ne se manifeste pas, au moins quand on emploie l'hémalun-éosine. Mais Sadones n'a formulé aucune hypothèse concernant la membrane péritrophique qu'il n'a ni mentionnée, ni figurée. Considérer, d'ailleurs, le massif en question comme générateur de la membrane, c'eût été transporter le problème sur un terrain absolument nouveau, puisque ce massif représente, d'après lui, un simple épaississement de l'intestin antérieur.

Quant à Voinov, s'il expose avec quelque détail ses idées sur la péritrophique des larves d'Odonates, c'est simplement pour

réfuter en passant les théories émises par les auteurs concernant son origine. Il trouve chez les larves une membrane qui ne présente pas de caractère spécial (1); il la décrit comme un ensemble de plusieurs membranes concentriques, minces et flexibles, fixées antérieurement sur la face externe de la valvule œsophagienne et d'habitude fermées dans la région postérieure. Pour lui, a) la péritrophique ne prend pas naissance exclusivement à l'extrémité antérieure du mésenteron, mais dans toute l'étendue de celui-ci; bien plus, les prétendues cellules-mères de Cuénot et Van Gehuchten ne prendraient aucune part à sa formation; b) la péritrophique n'est pas un produit spécial de sécrétion; elle représente le *plateau strié* décollé de la surface épithéliale des cellules méso-entériques, sous la poussée des produits sécrétés. D'ailleurs, V. fournit de ce mouvement un excellent dessin (pl. 11, fig. 12). C'est ce plateau, détaché mécaniquement et non désagrégé comme le pense Van Gehuchten, qui constitue la membrane ondulée, éloignée ou rapprochée de l'épithélium formateur suivant l'activité de la région considérée. « Si, dans la région annulaire antérieure, le sac péritrophique est attaché plus fermement aux cellules intestinales, cela tient à ce que les cellules de cette zone restreinte ne produisent jamais de boules de sécrétion. » Là, le plateau est arraché à la suite des tractions que les aliments accumulés exercent sur la membrane. De plus, l'auteur fait observer que si l'hypothèse d'une sécrétion antérieure exclusive était admise, la membrane s'épaissirait sur place et ne se développerait pas en longueur perpendiculairement à la surface qui lui donne naissance. Quand Van Gehuchten (1899) lui attribue une consistance liquide au début, il ne fait que proposer une hypothèse qui ne répond pas aux images fournies par les sections.

Recherches personnelles. — Nous avons étudié, parmi les Anisoptères, la larve et l'imago d'*Aeschna* sp., l'imago de *Libellula depressa* L. et, parmi les Zygoptères, l'imago de *Calopteryx virgo* L.

---

(1) A notre connaissance, les caractères généraux des péritrophiques, à cette époque, n'avaient été formulés nulle part.

I. — Larve d'*Aeschna* sp. — Il est superflu, après les descriptions de SADONES (1895) de revenir sur la disposition anatomique du tube digestif. Rappelons seulement que le gésier, pourvu

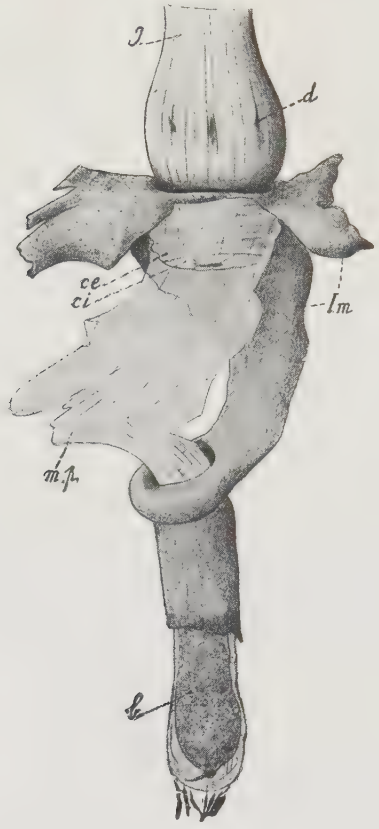

FIG. 7
Aeschna, nymphe. — Dissection de l'intestin moyen. — *d*, denticules chitineux; *ce*, couronne externe, et *ci*, couronne interne de la valvule œsophagienne; *b*, bol alimentaire à l'intérieur du sac péritrophique.

de quatre bandes longitudinales de chitine transparente et de quatre dents de chitine brune armées de pointes, se prolonge en s'effilant jusqu'à une assez grande distance à l'intérieur de l'intestin moyen qu'il déprime. Ce dernier, de couleur jaune d'or (gouttelettes de graisse) peut être facilement divisé en deux

régions, l'une antérieure volumineuse, surtout après un repas copieux, l'autre postérieure plus mince. L'intestin terminal est réduit à une sorte d'ampoule qui précède le rectum dont la fonction respiratoire est bien connue. Si l'on dissèque la région antérieure, on voit s'en échapper un liquide épais jaune-brun, tandis

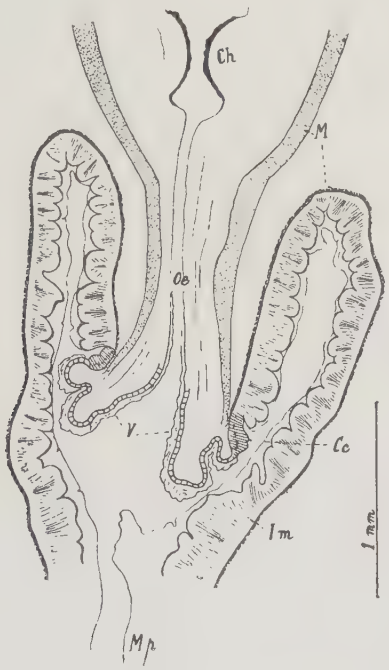

Fig. 8
Aeschna, nymphe. — Coupe longitudinale schématique dans la région antérieure de l'intestin moyen. — *Ch,* épaississements chitineux de l'intima stomodéale; M, musculaire; *Cc,* cellules de la zone annulaire; V, valvule œsophagienne.

qu'émerge dans l'axe de l'intestin un sac aux parois molles et transparentes plissé en tous sens comme un papier froissé. Ce sac renferme de nombreux fragments de Daphnies, Cyclopes, Cypris dont la larve fait sa nourriture. Le liquide qui s'est écoulé remplissait sous pression l'espace péritrophique et provenait de l'élaboration de ces aliments. Le sac ainsi mis à nu est en rapport dans la région antérieure avec une valvule œsophagienne rudi-

mentaire située à l'extrémité d'un manubrium dont la paroi externe n'est autre que l'épithélium réfléchi du mésenteron (fig. 7). En somme, l'intestin moyen forme à ce niveau un large bourrelet periœsophagien. La valvule consiste en un anneau régulier, simple, de chitine transparente et semi-rigide, à l'intérieur duquel on distingue des pointements chitineux mousses prolongeant vraisemblablement les bandelettes du gésier. La péritrophique, qui semble attachée à la base de la valvule, côtoie l'épithélium de l'intestin moyen et se réfléchit avec lui. Il est impossible, sur le frais, de faire la moindre hypothèse sur son mode de production; mais il convient de remarquer que le fait d'épouser la courbure de l'épithélium cadre mal avec la possibilité d'une production continue à partir de cellules particulières de la région valvulaire.

A l'extrémité postérieure, le boyau trophique se termine en doigt de gant sans pénétrer dans l'intestin postérieur. On se rend compte, à ce niveau, qu'il est fait de plusieurs membranes concentriques comme l'indique Voinov, membranes plus ou moins chiffonnées dont nous n'avons même pas tenté le dénombrement. Traitées par $SO^4 H^2$, ces membranes subissent une forte contraction due à la déshydratation ; une mince armature persiste qui résiste à toute action ultérieure de l'acide à froid.

Sur les coupes longitudinales, on perçoit plus nettement l'invagination de l'épithélium mésentérique (fig. 8), qui prend alors l'allure de cæcums. Ce qui frappe davantage, c'est le fait que l'épithélium œsophagien, au sortir de la valvule, change complètement d'aspect: ses petites cellules cubiques, bordées par une marge cuticulaire considérable, deviennent, au voisinage de la paroi invaginée de l'intestin moyen, extrêmement minces et allongées; de plus, cet épithélium différencié possède une tendance à se plisser, annonçant ainsi le régime qui prévaudra dans tout l'intestin moyen. La cuticule réfléchie, très mince, reste visible sur ces massifs, bien que sa marge aille en diminuant au niveau du profond sillon antérieur qui leur fait suite. Il s'agit là de toute évidence de la région décrite par Sadones et représentée également sous le nom de *zone annulaire* par Voinov. Seulement, ce dernier a, selon nous, le tort de prétendre qu'*on* ait attribué à cette zone la sécrétion de la membrane péritrophique. Aucun

auteur, à notre connaissance, n'a fait dériver la membrane de cette région chez les larves des Odonates. De plus, lorsque CUÉNOT décrit — chez d'autres Insectes — une zone génératrice annulaire au fond du proventricule, il a en vue un massif différencié de l'intestin moyen et non des cellules qui se rattachent nettement au stomodéum. L'apparence festonnée de cette région peut à la rigueur lui conférer une vague ressemblance avec l'épithélium moyen; mais, sa texture, les dimensions de ses noyaux, sa coloration, la présence d'une intima en continuité avec celle de l'intestin antérieur ne permettent pas d'en faire une formation mésodéale.

La péritrophique débute sur les premiers replis de l'intestin moyen. Nous devons admettre avec VOINOV qu'elle dérive dans le cas actuel de l'épithélium mésentérique *sur toute son étendue*. L'observation des déchets de la larve confirmera cette manière de voir.

Chez la larve examinée au sortir d'une mue, on observe un sac en voie de reformation et réduit, à ce moment, à une *enveloppe simple* visible principalement dans la division antérieure du mésenteron. Les différentes enveloppes s'accumulent ensuite par délaminations successives pour constituer le *sac péritrophique*. Tour à tour, les plus internes perdent le contact avec la valvule à laquelle elles étaient suspendues; elles glissent alors d'avant en arrière et se tassent au fond du sac. D'où l'opacité relative de ce doigt de gant pylorique.

Examen des déjections de la larve. — La larve étant placée dans l'eau pure, on constate au bout d'un certain temps qu'elle a rejeté une sorte de sac cylindrique allongé, long de 12 mm. environ, ayant la forme comme les dimensions du sac péritrophique tel que nous l'avons observé *in situ*. Ce sac possède une extrémité postérieure arrondie en cæcum, l'autre plus mince, molle, effilée, parfois légèrement entortillée; il est formé de plusieurs membranes concentriques, plus denses vers l'extrémité arrondie et renferme des débris alimentaires. C'est, en effet, le sac péritrophique qui, sans avoir séjourné dans l'intestin postérieur — lequel est adapté à une fonction différente — a été évacué *in toto*. L'extrémité antérieure est restée mince et effilée parce

que formée de toute la partie du sac qui tapissait l'anneau périvalvulaire — *aller et retour* — région ordinairement vide de tout aliment.

Bien qu'elle ne prenne plus aucune nourriture, la larve d'*Aeschna* abandonnée dans ces conditions n'en continue pas moins à émettre périodiquement de semblables sacs, vides cette fois de tout débris alimentaire.

Observation. — Une larve d'*Aeschna*, vigoureuse et bien alimentée, est placée dans l'eau pure le 28 mai, à 19 heures. Nous recueillons le sac péritrophique actuel, bourré de déchets, le 29 vers 13 heures, puis un second, rigoureusement vide et transparent, dans la nuit du 29 au 30. Une troisième émission est constatée le 30 mai, vers 16 heures, et le 1er juin, vers 18 heures, nous recueillons quatre nouveaux sacs abandonnés par conséquent dans les 48 heures. Après cette série de 7 émissions effectuées sur un rythme de plus en plus accéléré, il faut attendre jusqu'au 4 juin pour voir se reproduire le phénomène. A ce moment, l'observation est suspendue et la larve, affaiblie, replacée dans son milieu.

L'un des spécimens mis en expérience, disséqué en temps voulu, nous a montré un sac péritrophique fortement engagé dans l'intestin postérieur, par conséquent en voie d'évacuation, tandis qu'un nouveau sac très fin tapissait déjà l'épithélium du mésenteron.

Conclusions (Aubertot, 1932, a):

I. — Les larves d'*Aeschna* produisent, par accumulation de plusieurs mues intestinales, des sacs péritrophiques ayant les dimensions exactes de l'intestin moyen et dont la densité va en croissant de l'avant vers l'arrière où ils se terminent en cæcum;

II. — La production de ces sacs a lieu même en l'absence de toute alimentation et ne peut être par conséquent envisagée comme une réaction mécanique ou chimique au contact des particules alimentaires;

III. — Les sacs péritrophiques sont évacués par intervalles qui correspondent chacun à plusieurs mues intestinales: d'où leur aspect feuilleté;

IV. — L'évacuation des sacs est rapide de sorte que l'intestin postérieur ne se trouve jamais obstrué ; cette circonstance lui

permet d'exercer sa fonction respiratoire sans aucun trouble et le préserve de plus de toute infection d'origine alimentaire (1);

V. — A aucun moment l'intestin moyen n'est dépourvu de sac péritrophique et les particules alimentaires n'entrent jamais en contact direct avec lui.

Aeschna sp. (imago). — Nous observons chez l'imago une valvule circulaire, comme chez la larve et un boyau transparent à plusieurs feuillets. Dans le sac péritrophique d'un individu à l'éclosion, nous retrouvons intégralement l'intima de l'intestin antérieur de la larve, y compris celle du gésier avec ses quatre pointes chitineuses. Ici encore le sac qui renferme le méconium larvaire se termine en cæcum.

Libellula depressa L. (imago). — La topographie du tube digestif de la Libellule est conforme à celle d'*Aeschna;* à ce point de vue, le groupe des Anisoptères paraît être remarquablement homogène. Le bol alimentaire (fragments chitineux) remplit le gésier et peut être suivi sans solution de continuité jusque dans l'intestin moyen; il y a donc une large communication entre les deux compartiments, ce qui prouve que la région rétroversée de l'œsophage ne fonctionne pas à la manière d'un filtre, ni même à la manière d'une valve. L'anneau des cellules spécialisées se retrouve sans modifications sensibles; l'échancrure profonde qui lui fait suite représente certainement le sillon antérieur.

Il est difficile d'observer sans hiatus la péritrophique qui accompagne son épithélium formateur; assez réduite, la bordure persiste lorsque la limitante externe s'est exfoliée; mais elle peut être disloquée quand le processus de sécrétion atteint son amplitude maxima.

Calopteryx virgo L. (imago). — Un renflement subsphérique (gésier) termine l'étroit œsophage et s'enfonce dans l'intestin moyen en le déprimant légèrement. On aperçoit par transparence un boyau alimentaire irrégulièrement calibré, s'étendant jusqu'à la région pylorique qu'il dépasse largement en formant un boyau

(1) De même chez les Hydrophilides, Portier (1911) signale de longs cylindres de matières fécales « enrobées et en quelque sorte cachetées », grâce auxquels se trouve évitée toute contamination de l'appareil stigmatique.

fécal dans l'intestin postérieur. Le sac est bourré de débris alimentaires non filtrés. Quant à la péritrophique, elle est claire et transparente lorsque le boyau est vide, et ne présente pas la moindre résistance à la traction; elle se dissout instantanément et sans résidu dans $SO^4 H^2$. Elle est, en réalité, composée de plusieurs couches superposées, étendues à la surface du bol alimentaire cylindrique à la manière d'un vernis diaphane. Ces enveloppes semblent se désagréger dans la région terminale du tube digestif, car les déjections en sont dépourvues.

Les sections longitudinales montrent un épithélium épais en pleine activité sécrétoire; aussi bien la péritrophique se trouve-t-elle décollée, légèrement plissée à l'avant, plus régulièrement cylindrique vers l'arrière où elle renferme un entassement de membranes antérieurement formées et qui se sont libérées par leur extrémité proximale. La valvule œsophagienne, rudimentaire, décrit plusieurs replis dont le dernier est toujours une anse épithéliale au protoplasme clair et aux noyaux volumineux, de laquelle l'intima n'est pas détachée, et qui représente l'homologue de la zone annulaire décrite chez les Anisoptères. Après un sillon antérieur étroit et profond, l'épithélium de l'intestin moyen débute brusquement avec ses caractères histologiques normaux. La péritrophique, colorée en violet foncé, paraît s'insérer au fond de ce sillon; aucune plage cellulaire ne nous a paru, dans la région antérieure, spécialement adaptée à sa formation.

En résumé, chez les Odonates que nous avons soumis à l'observation, les péritrophiques dérivent manifestement des cellules épithéliales dont elles se détachent sous la poussée des sucs. Voinov a avancé qu'il pourrait y avoir deux modes de formation: l'un faible, correspondant à l'émission de gouttelettes au travers de la brosse, l'autre assez puissant pour soulever le plateau tout entier; pour notre part, nous ne voyons là que deux manifestations d'intensité différente d'un même phénomène.

Névroptères

C'est chez un Névroptère, *Hemerobius perla*, que Ramdohr (1811) a entrevu pour la première fois la membrane dite péritrophique.

Un siècle plus tard, LAMPE, décrivant la bordure d'un Planipenne (*Sisyra*), reconnaît sur les coupes une ligne violet foncé reliant les extrémités libres des bâtonnets et tranchant nettement sur le violet clair de la brosse. Cette ligne, dit-il, court irrégulièrement, parfois interrompue, parfois détachée et libérée de la bordure. En dépit des apparences, il la tient cependant pour un ensemble de particules nutritives coagulées retenues à l'extrémité des stéréocils où elles figurent un trait continu. Comme l'auteur ne fait, par ailleurs, aucune allusion à la péritrophique, il s'agit vraisemblablement de cette membrane dont c'est l'allure normale.

Chez la larve de *Chrysopa*, Mc DUNNOUGH (1909) n'a pas craint d'affirmer, et à raison selon nous, que toutes les membranes concentriques qui tapissent intérieurement l'intestin sont des membranes muées périodiquement lors de la sécrétion et peuvent être identifiées à la peritrophische Membran de BALBIANI. C'est dire en même temps que Mc DUNNOUGH, s'il se range à l'avis de BALBIANI et de PLATEAU, rejette de ce fait la Trichtertheorie de SCHNEIDER, ainsi que l'hypothèse de VAN GEHUCHTEN et de CUÉNOT. La formation de la péritrophique représente pour lui la phase terminale du processus sécrétoire; les cellules entrent ensuite dans la phase d'absorption à la fin de laquelle la brosse paraît se reformer. En définitive, « la péritrophique est à considérer comme un produit direct de l'épithélium intestinal tout entier, et n'a rien de commun avec l'intima de l'intestin antérieur ». (trad.)

De même, chez l'adulte, où il existe une trompe, jamais l'auteur n'a pu saisir la moindre continuité entre l'intima stomodéale et la péritrophique; tout autour de la base de la trompe, on peut suivre un anneau de cellules très vacuolisées, à faible bordure; Mc. DUNNOUGH pose en principe que ce sont les cellules que CUÉNOT, chez les Orthoptères, considère comme mères de la péritrophique et conclut que cette dernière hypothèse doit être rejetée. Pour lui le phénomène dans son ensemble représenterait le dernier vestige d'un processus digestif qui, dans tout le mésenteron, a eu lieu d'arrière en avant; ainsi s'expliquerait le fait que le sac alimentaire, libre partout ailleurs, soit encore partiellement adhérent aux cellules antérieures. Nous devons faire observer que l'auteur déplore d'autre part de n'avoir pu trancher la question faute de

matériel et surtout qu'à tout prendre l'explication qu'il a fournie n'est pas absolument incompatible avec l'interprétation de CUÉNOT.

Recherches personnelles. — Nous n'avons eu l'occasion d'étudier que l'imago de *Sialis lutaria* L. Les coupes longitudinales nous ont montré une valvule très peu saillante, sans différenciation spéciale, et un sac trophique multimembraneux, déja visible par transparence sur le frais surtout dans la partie postérieure rétrécie de l'intestin moyen; les membranes, qu'on peut à peine distinguer dans la région proventriculaire, deviennent relativement épaisses au niveau de la valvule pylorique qu'elles franchissent sous la forme d'un boudin cylindrique. L'examen histologique des massifs cellulaires de l'épithélium confirme l'hypothèse de Mc DUNNOUGH: chez les Neuroptères, on se trouverait bien en présence d'un épithélium à cellules homomorphes, remplissant alternativement les fonctions de sécrétion et d'absorption; et la brosse, formation temporaire, serait régénérée à chaque cycle. Nous verrons que cette conception peut être rapprochée de celle que nous a suggérée l'étude des Locustides. Elle semble, en principe, applicable avec de simples différences de degré, à tous les groupes étudiés jusqu'ici. L'interprétation de CUÉNOT ne saurait, de toute évidence, s'adapter aux Neuroptères ; mais nous pouvons constater qu'il en a été de même chez tous les Insectes non pourvus d'une formation proventriculaire.

TRICHOPTÈRES

Dès 1903, MARTYNOFF publie le résultat de ses recherches sur quelques larves de Phryganides (*P. varia, P. striata*), chez *Triænodes bicolor* et un *Limnophilus*. Il constate la présence de plusieurs péritrophiques concentriques, fréquemment déchirées et interrompues, principalement vers l'extérieur. Le nombre de ces membranes est assez élevé chez les Phryganes; il n'en existe qu'une chez le Limnophile. On les rencontre également en voie d'évacuation dans l'intestin postérieur ; en même temps, elles sont reformées dans l'intestin moyen. L'auteur a entrevu que la bordure (Randsaum=Härchensaum de FRENZEL=plateau de VAN GEHUCHTEN) n'était pas étrangère à leur genèse et il l'a

soumise à une étude particulière: les cellules intestinales lui paraissent frangées d'une couche en pinceau, visible aussi bien à l'extérieur de la membrane cellulaire qu'à l'intérieur de celle-ci (bordure intracellulaire). La couche externe, brillante, mais peu colorable (hémalun, carmin boracique), montre une striation excessivement fine, sans qu'il soit possible de distinguer positivement des cils (Härchen). Parfois, cette assise est recouverte d'une membrane anhiste capable de se soulever et de se détacher soit en boursouflures isolées, soit sur des territoires considérables et qui reste souvent en rapport avec la cellule par l'intermédiaire de fibrilles isolées. A ce moment, la régularité et la finesse de la striation semblent plus ou moins altérées et montrent des symptômes de dégénérescence. Pour M., ces membranes sont identiques à des péritrophiques, d'autant plus qu'elles se rattachent les unes aux autres — tout comme SCHIEMENZ, nous le verrons, l'a observé chez l'Abeille. C'est là, fait-il remarquer, une sorte de mue périodique de dégénérescence (Degenerationserscheinung), avec cette réserve que la péritrophique n'est pas de nature chitineuse; si l'activité sécrétrice des cellules épithéliales n'est point, à ses yeux, la seule cause déterminante du décollement de la membrane, il est bien certain cependant que l'irrégularité même du soulèvement semble traduire dans une certaine mesure la variabilité des pressions qu'exercent les liquides sécrétés.

Les résultats de MARTYNOFF sont conformes dans leur ensemble à ceux que nous avons acquis jusqu'ici; nous trouvons esquissés dans son Mémoire le rôle de la bordure en brosse dans la genèse de la membrane péritrophique, l'idée du remplacement périodique des bordures, de l'agglutination des membranes en un sac alimentaire. Il n'est pas jusqu'à la zone ectoplasmique que l'auteur n'ait mentionnée sous le nom plus suggestif de bordure intracellulaire.

VORHIES (1905) précise davantage et montre qu'au début de l'intestin moyen existe, chez la larve de *Platyphylax designatus*, un changement sensible dans l'aspect des cellules épithéliales qui sont ici cylindriques et portent sur leur face interne une péritrophique, et « the thickness of which is about equal to the average width of the cells ». Or, la dite péritrophique, comme

le fera plus tard remarquer Russ, n'est autre que la bordure elle-même ! Néanmoins, la description de Vorhies devait être acceptée deux ans plus tard par Luebben; pour ce dernier, la membrane tapisse l'épithélium du mésenteron de la même façon que l'intima chitineuse recouvre le stomodéum et le proctodéum.

La question ne sera reprise qu'en 1908 par Russ, sur la larve d'*Anabolia*. R. note avec une prudence louable la variabilité d'aspect que présente la face des cellules qui regarde la lumière de l'intestin; la bordure n'y est pas toujours, ni partout discernable. Souvent, la couche plasmique superficielle de la cellule est elle-même légèrement striée et, à la limite des deux formations striées, R. reconnaît une fine ligne sombre qui, à un fort grossissement, apparaît comme un ensemble de points très rapprochés. La péritrophique existe, comme l'a vu Martynoff, sous forme d'une membrane souvent interrompue (oft unterbrochenen) que l'on rencontre jusque dans l'intestin postérieur. En réalité, R. n'a pu mettre en évidence les rapports de la membrane avec la bordure; mais, s'inspirant des données de Martynoff, il reste convaincu de leur existence; le fait seul que le « Stäbchensaum » atteigne son développement maximum au moment où l'épithélium est à l'état de repos oblige, par ailleurs, d'admettre qu'il existe une liaison entre la manifestation sécrétoire et lui.

Recherches personnelles. — Nos recherches ont porté sur des larves d'un Limnophilide, *Stenophylax latipennis*, et d'un Phryganide, *P. obsoleta*.

Larve de *Stenophylax latipennis*, Curt.

Il n'existe pas ici de proventricule *s. str.;* l'œsophage possède un double appareil filtrant chitineux (gésier) et débouche dans le mésenteron par une sorte de valvule multifide, relativement bien développée, qui occupe à peu près toute la lumière intestinale. On trouve un large boyau péritrophique subcylindrique, complexe, qui franchit la valvule pylorique en subissant une légère constriction, mais ne dépasse pas le jejunum musculeux; il se heurte, en effet, à un appareil chitineux comparable à celui de la région antérieure et qui lui fait subir une véritable disso-

ciation. Dans les cas les plus favorables, il est possible de suivre l'une des membranes jusqu'au fond du sillon antérieur. Une bonne coupe transversale menée dans la région proximale du mésenteron montre une fois de plus que les membranes prennent naissance aux dépens de l'épithélium (1). Certaines plages nous ont fourni jusqu'à trois bordures superposées. Remarquons que, dans le cas de bordures multiples, la hauteur de chacune d'elles subit une réduction sensible. La présence de bordures courtes superposées indique, pour nous, que la fréquence des délaminations se trouve accrue au moins dans certaines régions de l'épithélium et ce fait ne ferait que traduire une accélération dans le rythme des sécrétions.

Les péritrophiques une fois libérées ne tardent pas à se rapprocher du boyau axial déjà existant et se soudent sur sa face externe dont l'épaisseur s'accroît ainsi en compensation de l'usure subie par sa face interne.

Larve de *Phryganea obsoleta* Hagen.

La larve possède également un appareil œsophagien filtrant, assez imparfait du reste, et une valvule peu développée, circonscrite par un sillon antérieur profond. Le sac trophique est composé de très nombreuses membranes que l'on trouve souvent en relation avec la bordure en brosse, fine et régulière, quelquefois à deux étages. Il semble, dans certains cas, que les cellules périvalvulaires de l'intestin moyen aient une tendance à se grouper en un massif compact, à protoplasme plus dense et plus fortement colorable; nous ne pouvons toutefois mentionner cette activité d'un anneau antérieur que comme une exception. Il nous est arrivé fréquemment d'observer sur ce matériel une zone ectoplasmique striée (bordure intracellulaire).

Mécoptères

L'anatomie du tube digestif des Mécoptères semble assez uniforme, suivant Brauer (1883 et 1885), dans leurs trois grandes subdivisions. Nous ne possédons toutefois que peu de documents

(1) Parfois, l'activité de l'épithélium se traduit par une émission de nombreuses boules de sécrétion et la bordure, de ce fait, n'est plus bien visible, comme le remarquait Russ.

précis à ce sujet, et nous ne ferons état, en dehors des figures de Brauer, que des schémas de Miyake (1913) et de Stitz (1926). Ainsi, laissant de côté les Bittacides et les Boréides, reviendrons-nous seulement, et très rapidement sur l'anatomie du tractus digestif chez les Panorpes.

A un court œsophage fait suite un renflement globuleux dont le contenu noirâtre apparaît par transparence; intérieurement, cette poche musculeuse est garnie d'une épaisse couche de piquants (chitine jaune) allongés radialement et pressés les uns contre les autres: c'est là certainement un gésier filtrant (proventricule de Miyake). Ce gésier débouche directement dans l'intestin moyen, vaste et large sac renfermant un liquide brun foncé ou simplement de l'air, par l'intermédiaire d'une sorte de valvule fongiforme dont l'ouverture est maintenue béante par six côtes longitudinales internes.

Sur le frais, on distingue nettement par transparence une sorte de boyau noirâtre qui occupe la région pylorique du mésenteron. Sur les coupes, on relève de nombreux fragments membraneux qui se détachent de l'épithélium à l'état de limitante externe de la bordure en brosse. Toutefois, ces lambeaux se rassemblent à l'intérieur de la cavité mésentérique en une sorte de complexe membraneux plus ou moins contourné, d'autant plus dense qu'on se rapproche de la valvule pylorique, par laquelle il est finalement évacué. Il n'y a pas réalisation d'un tube péritrophique proprement dit.

Conclusions. — De l'étude rapide des Aptérygotes et des différents ordres de Ptérygotes que nous venons d'esquisser dans ce chapitre se dégagent les notions suivantes :

Normalement, et dans tous les cas rapportés, la péritrophique se rattache à la bordure en brosse dont elle se sépare finalement à l'état de limitante externe sous la poussée des sucs digestifs. Le rythme des sécrétions conditionnerait donc celui des délaminations. En même temps, chaque cycle de sécrétion amènerait vraisemblablement une régénération totale de la bordure. Néanmoins, au point où nous en sommes arrivé, il n'est encore possible d'apporter aucune précision sur le mécanisme intime de la délamination.

Nous retiendrons la présence de bordures étagées de hauteur réduite et d'une zone striée superficielle du protoplasme sous-jacent. Nous avons dit que l'existence de ces bordures superposées semblait traduire l'accélération du rythme des sécrétions et par suite de celui des délaminations.

Dans tous les cas, on constate la formation d'une enveloppe trophique complexe résultant de l'adhérence plus ou moins étroite des membranes élémentaires.

Nous n'avons rencontré ni valvule œsophagienne de structure compliquée, ni proventricule particulièrement développé, sauf peut-être chez les larves des Ephéméroptères; dans ce cas, il n'est pas impossible que l'anneau périvalvulaire de cellules épithéliales différenciées ne prenne une part active à la constitution du tube péritrophique, assurant sa suspension antérieure et garantissant son étanchéité.

Le tube trophique est évacué d'une manière permanente précisément chez ces larves d'*Ephemera,* tandis qu'au contraire chez celles d'*Aeschna* où l'absence de toute zone de sécrétion antérieure est indiscutable, l'évacuation du sac péritrophique a lieu par chasses périodiques qui correspondent chacune à un certain nombre de cycles de sécrétion, et de phases de délamination, processus avantageux pour la larve.

CHAPITRE II

ORTHOPTÈRES

I. — Blattidae

Le plus ancien mémoire concernant l'histologie proprement dite du tube digestif chez la Blatte est sans doute celui de Basch, publié en 1859, à une époque où l'effort des auteurs ne pouvait prétendre qu'à dénombrer avec plus ou moins de certitude les différentes tuniques intestinales. Si Basch ne mentionne aucune membrane flottante à l'intérieur du Chylusdarm (mésenteron), du moins affirme-t-il, à la suite de Frey et Leuckart que ce compartiment, exclusivement réservé à l'absorption, est totalement dépourvu d'intima chitineuse. Il déblaie ainsi utilement le terrain pour de futures investigations. Malgré tout, la figure donnée en 1876 par Jousset, lors d'une controverse de priorité avec Plateau, reste schématique et peu précise; Dominique (1894) ne signale, lui non plus, aucune membrane particulière dans le mésenteron. Mais, deux ans plus tard, Cuénot (1896), dans un important travail sur les Orthoptères, décrit et représente nettement pour la première fois chez les Blattides une membrane dite péritrophique. Extrêmement mince chez *Ectobia lapponica,* elle est, au contraire, épaisse et formée de couches concentriques chez *Periplaneta.* Dans tous les cas, elle représente le produit d'un petit nombre de cellules qui font suite à celles de la valvule œsophagienne; les éléments sécréteurs diffèrent cependant peu de leurs voisins et ne renferment ni ferments, ni graisses. Il peut paraître surprenant après cela que Bordas (1898) proposant une nouvelle Classification des Orthoptères basée sur l'anatomie des organes digestifs, n'ait pas même parlé de la péritrophique chez les Blattides et n'ait cité cette formation qu'à propos des seuls Locustides. Quant à Petrunkewitsch (1899), sa coupe transver-

sale schématique de l'intestin moyen (*Periplaneta*) montre bien un ensemble de fines membranes internes disposées concentriquement; à la plus extérieure de ces membranes est appliquée la légende: péritrophique de BALBIANI.

Cette formation n'a pas échappé à STEUDEL (1913) à qui nous devons la première description histologique vraiment détaillée du mésenteron chez les Blattes. S. a souvent réalisé l'extirpation, par la partie postérieure, de ce sac finement membraneux qui renferme le bol alimentaire. Il a constaté qu'il prend énergiquement le van Gieson et le carmin ammoniacal et que sa structure lamelleuse le rend « extraordinairement perméable aux substances dissoutes. » Malgré tout, il pense que cette membrane ne joue guère qu'un rôle de protection vis-à-vis de la paroi intestinale et aussi des cæcums proventriculaires qui, de ce fait, ne renferment jamais que des substances élaborées. Sa composition chimique n'est pas encore bien établie. C'est l'équivalent d'un Trichter au sens de SCHNEIDER, entonnoir qui débute à la terminaison du gésier et se poursuit jusque dans l'intestin terminal où on le retrouve dans un état de résorption plus ou moins avancé.

Recherches personnelles. — Nous avons étudié *Periplaneta orientalis* sur le vivant et sur coupes. Après le mémoire de STEUDEL et celui, plus récent, d'EIDMANN (1924) qui est consacré presque exclusivement à la structure du gésier, nous ne consacrerons que quelques lignes à la région proventriculaire, pour faciliter l'exposé de nos observations (fig. 9).

Le jabot apparaît comme un sac contractile dont le fond est occupé par la face antérieure d'un gésier musculeux trochiforme à six armatures; un court pédicule relie ce gésier à l'intestin moyen dans la lumière duquel il se poursuit par une valvule en forme de cloche assez longue pour obturer l'ouverture des cæcums. La valvule a la même structure que l'œsophage ; elle est constamment en mouvement; son bord libre, circulaire, est formé d'une chitine transparente, molle, réfringente, et le feuillet réfléchi, de nature également chitineuse, possède un revêtement de piquants minuscules assez clairsemés. Comme dans la généralité des cas, la valvule, examinée dans une goutte d'eau, *ne se*

laisse pas mouiller. A sa base, un sillon circulaire peu profond marque la terminaison de l'intestin antérieur.

Comme le faisait STEUDEL, nous avons retiré facilement, grâce à la fragilité de ses attaches antérieures, un tube épais, à demi-transparent se résolvant au microscope en un complexe de plusieurs feuillets élémentaires exactement superposés qu'il n'est guère possible de dénombrer. Les plus externes paraissent être

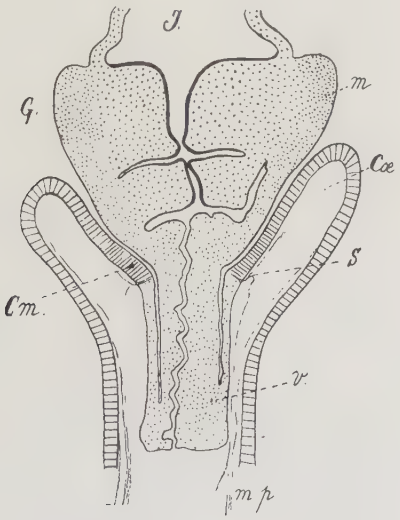

FIG. 9

Periplaneta orientalis. — Schéma de la région antérieure de l'intestin moyen. — *m*, enveloppe musculaire du gésier; *s*, sillon antérieur; C*m*, cellules mésodéales antérieures.

les plus récemment formés, car ils n'ont pas encore adhéré au sac alimentaire. A la partie antérieure, ce dernier engaîne d'une manière assez lâche la valvule dont il ne prolonge nullement le bord libre. En conséquence, il ne saurait être question d'en faire un entonnoir. Postérieurement, le sac franchit la valvule pylorique; son calibre diminue en même temps qu'il se plisse longitudinalement comme sous l'effet d'une traction; il forme ensuite, dans la lumière de l'intestin postérieur, des entassements de boucles superposées, puis on n'en trouve plus de traces. Cette mem-

brane est peu résistante et se brise facilement; elle se dissout instantanément et sans résidu dans SO^4H^2. On la colore intensément par la rubine S.

L'examen des coupes vient confirmer ces observations; le boyau trophique, plus ou moins dissocié par les actions mécaniques dues aux fixateurs, apparaît comme un réseau irrégulier et difficile à débrouiller, mais dont les parois dérivent nettement de l'épithélium intestinal. Les mailles de ce réseau renferment de nombreux noyaux qui ont dû être entraînés lors des desquamations successives dont l'épithélium a été le siège; en avant, on peut suivre les composantes du sac alimentaire jusque dans le manchon périvalvulaire, bien qu'au niveau des cæcums elles soient beaucoup moins apparentes.

Il existe, à la base de la valvule œsophagienne, immédiatement à la suite du sillon antérieur, une plage annulaire de cellules épithéliales Cm qui se distinguent nettement des cellules banales, d'abord par leur plus grande affinité pour les colorants, ensuite par la présence d'une bordure plus élevée (de 9 à 10 μ au lieu de 2 μ en moyenne). Cette région est le siège d'une sécrétion plus active et le sillon antérieur qui la borde *donne insertion à la plus interne des membranes du sac alimentaire*. En définitive, chez la Blatte, le sac péritrophique complexe est en relation évidente avec l'épithélium entier du mésenteron, mais particulièrement avec un massif sécréteur antérieur, dont l'existence n'avait pas échappé à Cuénot; on doit tenir pour vraisemblable que l'épithélium des cæcums prend part, en le renforçant, à la constitution de ce sac qui en défend l'entrée. Ces cæcums apparaissent comme autant de digitations découpant le bourrelet circulaire qui, chez un grand nombre d'Insectes, sert d'involucre au gésier. D'après leur coloration et leurs réactions, les péritrophiques ne semblent pas être de nature chitineuse.

Ajoutons qu'on observe assez souvent des bordures à deux étages.

II. — Mantidae

Recherches personnelles sur Mantis religiosa L., sur coupes seulement.

Les préparations montrent une valvule relativement courte,

un sillon antérieur profond, un épithélium classique pourvu d'une bordure en brosse de 10 μ, très régulière par endroits, souvent bouleversée par l'émission de gouttelettes. Les cellules de la région antérieure du mésenteron ne se distinguent des cellules banales que par une coloration rouge à peine plus intense, sans qu'on puisse parler de massif spécialisé.

Nous avons observé plusieurs membranes internes superposées, mais aucune d'elles n'a pu être suivie sur un long parcours; cependant, le sac alimentaire est certainement étanche, car aucune particule alimentaire n'existe dans l'espace péritrophique. La structure des cæcums ne diffère en rien de celle de l'intestin moyen, et des membranes analogues y sont délaminées de sorte que, chez les Mantes, le sac alimentaire complexe dérive à la fois du mésenteron et des cæcums, sans apparence d'un foyer particulier de sécrétion. Nous avons suivi les péritrophiques jusqu'au niveau de la valvule pylorique, mais jamais au delà: l'intestin postérieur est rempli d'excréments durcis renfermant des particules chitineuses, mais dépourvus de toute enveloppe.

III. — Phasmidae

Heymons, dans son étude de *Bacillus Rossii* Fabr. (1897) signale, à la partie antérieure de l'intestin moyen, une petite trompe — déjà décrite par J. Müller — et qui fonctionne comme valvule (Verschlussklappe) pour empêcher la régurgitation du bol alimentaire; la partie dorsale de cette trompe fait saillie à la manière d'une languette dans le mésenteron. On sait qu'Heymons, à la lumière de l'embryologie, reconnaissait l'existence de deux régions intestinales, l'une antérieure large, d'origine stomodéale, et l'autre postérieure étroite d'origine protodéale ; les cellules de ces régions se ressemblent d'ailleurs au point qu'il n'est pas possible de préciser leur démarcation. Le compartiment postérieur renferme une membrane assez épaisse (ziemlich derbe) dite membrane péritrophique, qui est un produit de sécrétion des cellules épithéliales. Son rôle est visiblement d'empêcher le contact des particules cellulosiques ingérées avec la paroi intestinale. Il n'est pas question de péritrophique dans la région proximale.

Bien que destiné simplement à prendre position dans un débat concernant l'absorption au niveau du jabot chez les Orthoptères, le mémoire publié en 1901 par de SINÉTY fait appel à d'intéressantes notions de morphologie; l'auteur pense que la péritrophique (du type Diptère) doit exister chez les Phasmes; toutefois, ajoute-t-il, « nous ne l'avons pas soumise à une étude spéciale ». Dans son esprit semble régner une certaine équivoque car, pour lui, la péritrophique « fait suite » à la valvule. Or, il était justement indispensable d'insister sur la nature des rapports de la membrane avec la valvule, puisqu'à cette époque les notions de continuité ou de contiguïté justifiaient des interprétations de signes différents.

C'est encore sur les Phasmides que MARSHALL et SEVERIN effectuent en 1906 leurs recherches. Ils reconnaissent à la paroi intestinale plusieurs couches dont la plus interne est la plus remarquable puisque sa hauteur atteint environ le $\frac{1}{4}$ de celle de la cellule corrspondante. De plus, elle s'impose à l'attention des histologistes, car « ihr äusserer Rand ist regelmässig und gerade, und wir möchten sie mit einer Lage langer Cilien vergleichen, deren freie Enden durch eine dünne Haut zusammengehalten werden die sich gleichförmig über sie ausbreitet ». Les auteurs ont nettement figuré cette « membrane » au travers de laquelle se font jour certains prolongements (secretorische Forsätze) des cellules épithéliales. La bordure dont il s'agit est figurée et décrite en toute occasion sous le nom de peritrophische Membran et, dès lors, il n'est nullement surprenant que les tubes de MALPIGHI eux-mêmes soient dans toute leur étendue « innen mit einer gut entwickelten peritrophischen Membran ausgekleidet ». On conçoit également que cette formation disparaisse subitement au début de l'iléon pour faire place à une mince cuticule. Il semble bien que SCHLÜTER (1911) soit tombé dans une erreur non moins grossière lorsqu'il représente un fragment du mésenteron de *Dixippus* pourvu d'une intima de grande épaisseur.

Recherches personnelles. — Nos recherches ont porté sur le *Dixippus* (*Carausius*) *morosus* Br., particulièrement sur des individus jeunes.

Chez un *Dixippus* de deux jours et demi, l'intestin moyen est un tube renflé contenant un liquide d'un brun-rouge clair à l'intérieur duquel on distingue par transparence un boyau bien calibré rempli lui-même d'un liquide verdâtre; c'est là vraisemblement un tube péritrophique; il est possible de le suivre jusqu'à la région terminale de l'intestin postérieur; toutefois, sur les coupes, le boyau apparaît mal, ce qui donne un sens aux hésitations

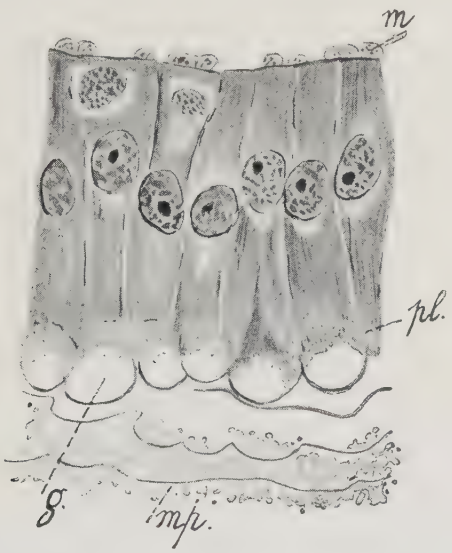

Fig. 10
Dixippus morosus, jeune. — Membranes péritrophiques à l'intérieur de l'intestin moyen. — *m,* fibres musculaires; *g,* gouttelettes de sécrétion; *pl,* plateau strié.

de Sinéty. Au jabot volumineux fait suite une valvule pendante dont l'intima possède — au moins celle du feuillet direct — les mêmes ornements chitineux que celle du jabot. Cette valvule atteint parfois une longueur considérable. Les parois du mésenteron sont revêtues d'une bordure élevée.

Dans les cas les plus favorables, on compte jusqu'à quatre membranes concentriques extrêmement fines autour du bol alimentaire; il nous a été impossible d'en discerner l'insertion antérieure; d'ailleurs, ces membranes augmentent progressive-

ment d'importance d'avant en arrière, où elles finissent par constituer un boyau aux parois épaisses. Une pareille accumulation de matières alimentaires dans la région fundique du mésenteron est normale chez les Insectes; nous la retrouverons encore fréquemment; elle justifie dans le cas particulier l'opinion de HEYMONS citée plus haut.

Chez le *Dixippus* parvenu au terme de son développement, le tube digestif est rempli d'ingesta visibles par transparence, de

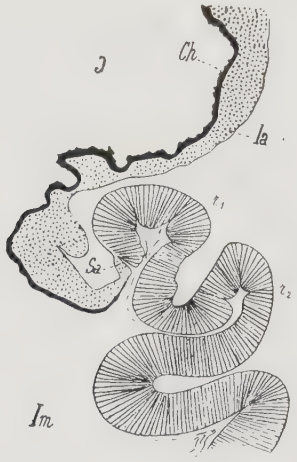

FIG. 11

Dixippus morosus. — Passage de la paroi de l'intestin antérieur à celle de l'intestin moyen (croquis schématique). — *Ch*, épaississements chitineux du jabot; *Sa*, sillon antérieur; r_1, r_2, replis transversaux de l'intestin moyen.

couleur verte dans la région antérieure et dans le jabot, puis passant au brun plus ou moins foncé. Des deux régions du mésenteron, la première est volumineuse et sa paroi plissée circulairement ; la seconde est plus étroite et lisse. On observe une valvule étroite assez allongée, comparable à celle des Blattides, mais symétrique par rapport au plan sagittal en raison de la présence d'une lame pétaloïde dorsale. Les parois du mésenteron, de section rectiligne chez un Dixippe de 12 jours, sont déjà plissées chez l'Insecte au trentième jour. A ce moment, il existe autour de la masse alimentaire comme de la valvule une sorte de

gaîne qu'il est possible d'extirper en bloc de l'intestin. Au microscope, cette gaîne se résout en un complexe de fines membranes sinueuses, dont le profil correspond rigoureusement à celui de l'épithélium sous-jacent.

Les péritrophiques des Phasmides ne semblent pas de nature chitineuse; de plus, il n'y a pas d'enveloppe périfécale.

IV. — Nous n'avons soumis les Acrididae à aucune étude particulière; nous rappellerons seulement à propos de cette famille que suivant Kunckel d'Herculais (1899), *Schistocerca peregrina* rejette à chaque mue « des sortes de sacs constitués par la cuticule intestinale »; en l'absence de précisions sur l'aspect et la nature de cette cuticule, il n'est pas permis d'y voir à coup sûr l'équivalent d'une membrane péritrophique.

V. — Locustidae

Recherches personnelles. — Nous avons étudié *Locusta* (*Phasgonura*) *viridissima* L. sur le frais et sur coupes.

Le massif important qui marque la naissance de l'intestin moyen comprend une dilatation subsphérique ayant la structure d'un gésier, encadrée de deux énormes poches cæcales dont les parois sont grossièrement et profondément plissées. L'épithélium des cæcums est identique à celui du mésenteron et possède, comme lui, une bordure particulièrement nette et fréquemment à deux étages. Le gésier débouche presque directement dans l'intestin: il n'existe, en effet, à ce niveau qu'une valvule œsophagienne très rudimentaire. On remarque, à la naissance de l'intestin proprement dit, un certain nombre de membranes concentriques, les unes complètement détachées de l'épithélium, les autres encore en relation avec lui. Les membranes sont assez intensément colorées en violet-noir et reproduisent, sur les coupes, le profil des massifs épithéliaux dont elles dérivent. C'est sur cet épithélium de *Phasgonura* que nous avons pu suivre avec le maximum de netteté le mécanisme du décollement des péritrophiques qui sera exposé plus loin.

Dans la partie postérieure de l'intestin, les cellules épithéliales semblent plutôt jouer un rôle d'absorption; là, le sac alimentaire est formé d'une dizaine de membranes accolées. C'est sans doute ce complexe membraneux que RAMDOHR avait décrit dès 1811 — chez *Locusta* précisément — sous le nom de mem-

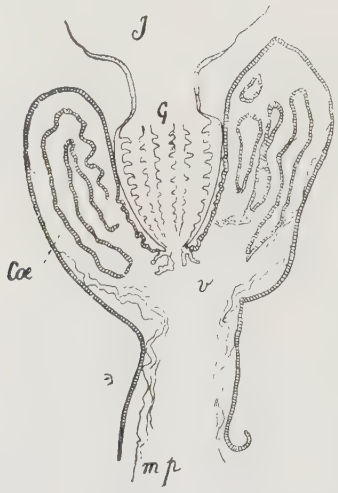

FIG. 12
Phasgonura viridissima. — Schéma de la région antérieure de l'intestin moyen; *v*, valvule œsophagienne très réduite.

brane interne, extraordinairement épaisse et composée de fibres musculaires alignées dans le sens de la longueur.

VI. — GRYLLIDAE

SCHIMMER (1909) déclare ne pas retrouver chez *Myrmecophila* la membrane péritrophique tubulaire décrite par CUÉNOT chez les Orthoptères, et, d'autre part, il se refuse à considérer comme un entonnoir les six bourrelets radiaux plus ou moins saillants qui forment un tube interne à la suite du gésier; toutefois, il reconnaît avec raison qu'il convient de ne tirer aucune conclusion du fait que la membrane manquerait aux Myrmécophiles, car toutes les études faites jusqu'alors sur la présence ou l'absence des péritrophiques reposent en somme sur des données

contradictoires; de plus, il ne peut que déplorer la lamentable confusion de MARSHALL et SEVERIN relative aux Phasmides.

La masse représentée chez *Gryllotalpa* par KOROTNEFF (1885) dans la lumière de l'intestin moyen définitivement constitué représente vraisemblablement un méconium larvaire et ne doit pas être considérée comme une membrane constituante. Comme SCHIMMER, EBERLI (1892) nie l'existence d'un entonnoir au sens de

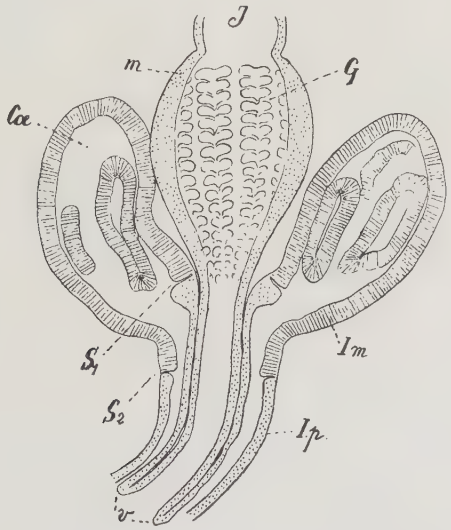

FIG. 13
Gryllotalpa gryllotalpa. — Schéma de la région mésodéale. — S_1, sillon antérieur; S_2, sillon postérieur ou pylorique; *v*, valvule œsophagienne.

SCHNEIDER et de FAUSSEK (larve d'*Aeschna*); du reste, il tient *a priori* son existence comme impossible parce que la digestion, dans ce cas, ne pourrait avoir lieu que par osmose au travers de la membrane !

Recherches personnelles. — On sait que chez les *Gryllotalpa* l'intestin moyen est extrêmement court et réduit aux deux cæcums latéraux volumineux; de ce fait, la distance entre l'œsophage (gésier) et l'intestin postérieur est pratiquement négligeable; un système de quatre lames chitineuses ensiformes, pourvues d'un

réseau de trachées et portant des ornements chitineux de deux sortes, prolonge le gésier, conduit directement la nourriture dans l'intestin postérieur, où il s'enfonce profondément, quoi qu'en dise Ramme (1913); ce tube chitineux a été décrit par Eberli (1892) qui le regarde comme un dispositif de filtration et fait remarquer que l'intima stomodéale et la proctodéale n'ont aucune relation de continuité ainsi que Frenzel a semblé le croire. Nous considérons ce tube comme l'équivalent morphologique de la pointe valvulaire, qui fréquemment se fragmente de façon analogue et comporte également des pointes chitineuses (larve de *Simulium,* larve de *Chaoborus, Forficula*) (1).

Nous trouvons quelques lambeaux membraneux détachés de l'épithélium à l'intérieur même des cæcums ; la constitution d'un sac alimentaire semble, dans ce cas particulier, difficilement réalisable en raison de l'insuffisance des éléments fournis par le mésenteron et aussi parce que la valvule s'engage pour ainsi dire à frottement dur à l'intérieur de l'intestin terminal.

Conclusion. — Essai d'une théorie de la délamination des péritrophiques chez les Orthoptères.

Suivant l'hypothèse de Cuénot, la membrane péritrophique prendrait naissance au niveau de l'anneau périvalvulaire; nos observations confirment pleinement cette manière de voir et, malgré les difficultés de suivre le sac péritrophique dans cette région, nous devons admettre que les cellules spécialisées qui entourent la base de la valvule fournissent d'une façon constante au moins l'une — la plus interne — des constituantes du sac. Cependant, il est difficile de rendre compte de la multiplicité de ces membranes si l'on veut s'en tenir à cet unique foyer de production; d'autre part, l'épithélium de l'intestin moyen, à la naissance du tube intestinal proprement dit, ainsi que dans les cæcums eux-mêmes, fournit sur la délamination des membranes à partir des cellules épithéliales des données suffisamment précises pour que nous ayons cru pouvoir tenter d'en reconstituer les phases, chez *Periplaneta orientalis,* mais surtout chez *Phasgonura viridissima.*

(1) Un dispositif comparable est signalé par Cuénot (1893) chez certains Crustacés Décapodes (Ecrevisse).

De nombreuses hypothèses ont été proposées relativement à la constitution et aux fonctions de la bordure. Nous ne ferons qu'en citer quelques-unes: pour Rungius (*Dytiscus*, 1911 b) c'est un simple appareil protecteur. Un trop grand nombre d'auteurs la considèrent comme une membrane chitineuse traversée par des pores très fins (Vangel, Hydrophile ; Beauregard, Vésicants ; List (1887); Bordas, Hyménoptères ; Adlerz (1890) et Schiemenz (1883).) D'autres la tiennent pour une rangée de bâtonnets (Oudemans, Collemboles ; Fritze, Ephémérides ; Van Gehuchten, *Ptychoptera* ; Frenzel).

Sur la nature de la bordure en brosse, Berlese s'exprime ainsi: « L'orletto se compose en réalité de filaments très fins *du réseau protoplasmique* qui atteignent tous le même niveau. La partie distale est libre; la partie proximale représente la surface même du corps cellulaire. Là, on voit pour chaque filament un nodule, et l'ensemble de ces nodules prend l'aspect d'une *basale:* le filament se continue d'ailleurs dans le corps cellulaire par un *tractus* qui se perd dans le réticulum ». (trad.).

Et il ajoute: « *Sa présence se rattache à la fonction de sécrétion* ». Cette dernière phrase appelle quelques commentaires. Dès 1889, en effet, Spee admettait que la brosse (Bürstensaum) se produit sous l'influence d'un courant de sucs nutritifs. Dans le même ordre d'idées, il convient de noter la présence de stries protoplasmiques dans la partie de la cellule des tubes de Malpighi tournée vers la lumière du tube, de même que l'existence de stries dans la majorité des éléments glandulaires (ergastoplasme) et en particulier dans la cellule rénale des Vertébrés supérieurs. Trambusti (1898) considérait ces stries comme des parties du corps protoplasmique mécaniquement isolées, transformées en fibrilles du fait de l'excrétion cellulaire, et Veneziani (1903-05) compare l'ourlet malpighien à la cellule des canalicules du rein (protoplasma a bastoncelli). Là, l'excrétion ne s'opère pas par effraction de la cuticule striée laquelle est permanente et demeure intacte, mais par exosmose au travers de cette membrane.

D'autres cas sont encore plus suggestifs. On sait qu'en 1910, Gilruth a fait mention d'un kyste (de *Gastrocystis* ?) découvert dans la muqueuse stomacale d'un mouton de Tasmanie, kyste

dont l'enveloppe possède sur sa face externe une véritable brosse. Chatton (1910) qui a retrouvé immédiatement le kyste de Gilruth chez la presque totalité des moutons des Abattoirs parisiens, fait observer que la bordure uniforme, très fine (7 à 9 μ) et très dense, représente un appareil d'adhérence et d'absorption analogue à la brosse de certaines Myxosporidies et Sarcosporidies. Il ne tient pas pour invraisemblable, après les observations de Mrazek (1909) sur les lymphocytes à Microsporidies, et de Ferret (1903) sur les Sarcosporidies du Porc et du Mouton, qu'une cellule infectée hypertrophiée puisse *édifier* de toutes pièces une bordure en brosse. A. Prenant (1903) signalait lui aussi que la face adhérente de *Myxidium* se distingue par une bordure ciliée (poils englobés dans une substance fondamentale).

Enfin, Mercier et Poisson (1927) qui ont observé de pareilles striations dans le pédoncule de divers Thallophytes (Laboulbéniacées parasites de Diptères) pensent qu'elles peuvent être la preuve d'échanges entre l'hôte et le parasite. Plus récemment, Poisson (1929) a repris pour son compte la même hypothèse en ce qui concerne le déterminisme de la striation du pavillon fixateur des Eccrinides.

Il semble donc bien que le plateau strié soit intimement lié à la sécrétion (1). Pour notre part, nous plaçant au point de vue purement morphologique, *nous considérons la striation du plateau comme la représentation graphique de ce phénomène.*

D'autre part, à plusieurs reprises au cours de notre étude des Orthoptères, nous avons fait mention d'une bordure à deux ou plusieurs étages. Van Gehuchten avait observé, chez la larve de *Ptychoptera,* et décrit comme telle une disposition analogue. Comme en 1901, Vignon a vivement critiqué cette interprétation, nous croyons nécessaire de nous expliquer sur le sens que nous attribuons à ces bordures superposées.

Tous les histologistes qui ont analysé l'épithélium du mésenteron chez les Insectes ont remarqué que les stéréocils de la bordure semblent souvent se prolonger au delà de la membrane

(1) Voir également Verne (1921).

cellulaire qui leur sert de base dans le protoplasme même de la cellule. Ainsi se constitue la zone ectoplasmique de VIGNON (1).

Nous regardons les hachures de ladite zone ectoplasmique comme l'exagération d'une fine striation plus ou moins apparente et de même orientation qui affecte fréquemment le protoplasma tout entier. Nous ne pouvons nous résoudre à voir dans cette zone, avec CARNOY et son école, un dispositif réticulaire destiné à renforcer la paroi. Si, au contraire, nous remarquons que le système de striation tout entier se trouve dirigé normalement à la surface intestinale, nous trouvons plus volontiers dans cet alignement, ainsi que nous l'avons déjà dit à propos des brosses, comme l'indice d'un déplacement de substance vers la lumière de l'intestin.

Pour VIGNON, « les bordures en brosse ne sont jamais intracellulaires » et la zone ectoplasmique est comme l'image de la bordure « vue, comme dans un miroir, au travers de la paroi libre de la cellule ». Cette métaphore est à peu de chose près celle de PRENANT (1903) qui trouve là l'explication des bordures étagées de VAN GEHUCHTEN. Toutefois, si elle traduit assez fidèlement l'aspect de deux figures striées superposées, elle n'est plus de mise dans le cas d'une triple superposition (VAN GEHUCHTEN et nous-même). La zone ectoplasmique telle que nous la concevons n'est jamais séparée du protoplasme cellulaire par une membrane figurée. Lorsque nous affirmons avoir observé deux bordures superposées, il s'agit bien de deux brosses différentes, s'appuyant l'une et l'autre sur leur basale propre, et non d'une brosse normale et de son image ectoplasmique. Nous avons vu parfois ces deux bordures nettement détachées *sans arrachement* et nous avons constaté que la basale (limitante interne de la brosse) qui, par la suite, survit aux stéréocils dont la labilité est remarquable, constitue finalement une *péritrophique élémentaire*.

Nous essaierons de schématiser le processus de cette délamination. (fig. 16).

---

(1) Cette zone est décrite par A. PRENANT (Triton, 1904-05) comme un amas de vermicules ou de granules électivement colorable. Elle a été vue également par SCHŒNICHEN (intestin des Oniscides, 1898), PANTEL (larves de Tachinides, 1898), HAIDENHAIN (intestin de la Grenouille, 1899), etc.

Une zone analogue peut être rencontrée tout contre la basale de l'épithélium (ectoplasme inférieur de la larve de Chironome).

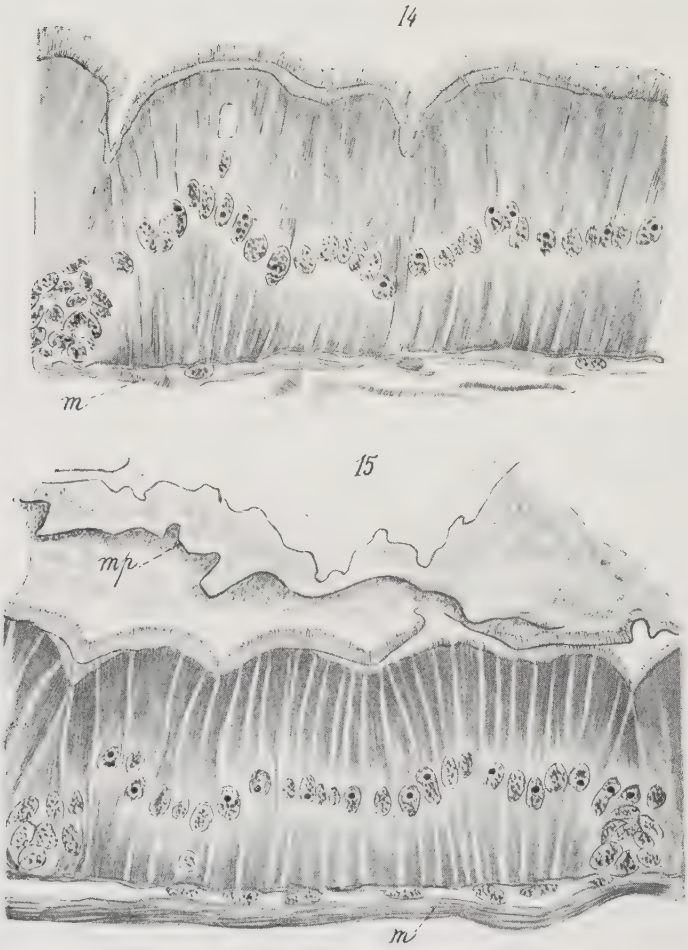

Fig. 14 et 15
Phasgonura viridissima. — Deux phases successives de la délamination de la membrane péritrophique. — 14, stade de la double bordure; 15, deux péritrophiques délaminées, une troisième en voie de délamination.

En I, nous représentons un fragment d'épithélium pourvu d'une bordure en brosse normale et régulière b1, au large de laquelle flotte, plus ou moins loin dans la lumière intestinale, la dernière membrane délaminée p1. Dans une seconde phase (II),

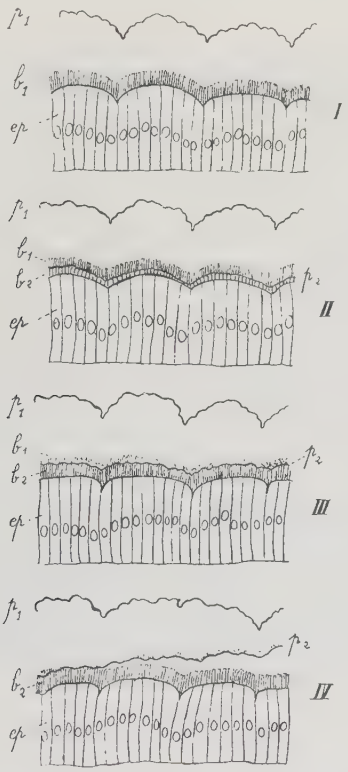

Fig. 16
Schéma du processus de délamination des péritrophiques chez *Phasgonura viridissima*.

la basale de bordure, assez nettement marquée, se sépare du corps cellulaire par suite de l'apparition d'une seconde bordure b2 en même temps que b1, se trouvant déjà isolée, commence à se désagréger; les stéréocils de l'une ne sont pas le prolongement des stéréocils de l'autre. La bordure b1 se désagrège de plus en plus (III), les cils se dissocient et se fragmentent, sem-

blent se résoudre en granulations, en même temps que la basale prend l'aspect d'une limitante externe par rapport à la bordure b2. En fin de compte, (IV), la séparation d'une nouvelle membrane p2 nous ramène au schéma initial. Il s'agit là d'une exfoliation et non d'un décollement provoqué par les manipulations

Fig. 17
Phasgonura viridissima. — Début de délamination de la membrane péritrophique (× 720).

histologiques, comme l'a suggéré et représenté Vignon (pl. XVI 13). Dans quelques cas, en effet, à la vérité peu fréquents, la membrane délaminée supporte quelque temps encore tout ou partie de la bordure correspondante; mais nous n'avons jamais constaté le moindre arrachement se traduisant par un étirement des stéréocils inférieurs.

Il reste possible que la zone ectoplasmique représente une sorte d'état transitoire entre le protoplasme finement strié et la bordure proprement dite (opinion de Pantel, 1898).

En définitive, chez les Orthoptères que nous avons étudiés, (*Blattidae* et surtout *Locustidae*), le sac péritrophique est *complexe;* il semble qu'au moins la plus interne des membranes qui le constituent soit en relation directe et constante avec un massif sécréteur périvalvulaire différencié, ainsi que l'a indiqué Cuénot;

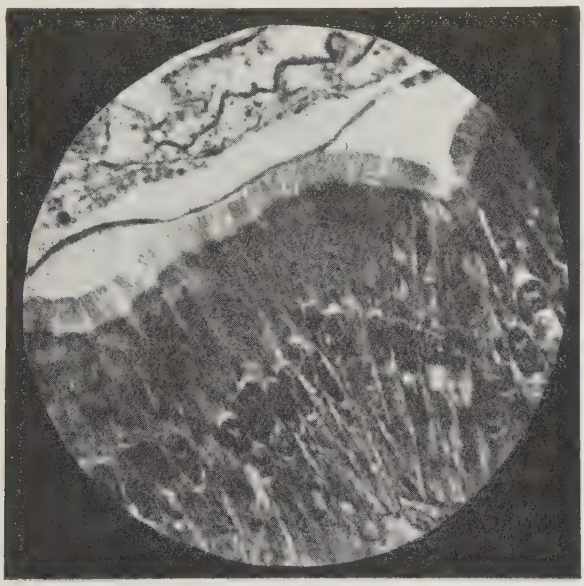

Fig. 18
Plasgonura viridissima. — La péritrophique délaminée, reposant partiellement sur la bordure en brosse (× 460).

mais le sac doit son épaisseur à la superposition de nombreuses membranes qui dérivent de l'épithélium de l'intestin moyen tout entier, par délaminations successives des basales de bordure, suivies de la disparition des stéréocils et de la régénération d'une nouvelle bordure. La bordure à deux étages est une réalité; elle peut être considérée comme la phase précédant immédiatement la délamination.

CHAPITRE III

DERMAPTÈRES

Recherches personnelles. — Nous avons étudié spécialement *Forficula auricularia* L., sur le frais et d'après de nombreuses coupes histologiques.

Le tube digestif (fig. 19) est pourvu d'un jabot allongé, ordinairement rempli d'une bouillie noirâtre, suivi d'une région dilatée, globuleuse, subsphérique, à demi-engagée dans la partie antérieure du mésenteron disposée en cupule pour la recevoir. Si l'on vient à fendre la paroi intestinale, on constate que les ingesta sont enfermés dans une sorte de boyau qui occupe approximativement l'axe de l'intestin. Il existe une valvule œsophagienne, prolongeant la partie globuleuse précitée, et qui fait saillie dans l'intestin moyen: elle se termine par une couronne de six dents arquées, recourbées en dedans et garnies de piquants chitineux. La paroi externe de la valvule elle-même supporte de petits peignes chitineux visibles à un fort grossissement, principalement sur les préparations extemporanées en voie de dessiccation. Ces piquants sont dirigés en arrière tout comme ceux des denticules, et l'ensemble est soumis à des déformations variées sous l'action des muscles valvulaires.

Le boyau qui contient les aliments est complexe: il comprend 1) une membrane interne, épaisse, qui semble s'insérer à la base de la couronne de denticules, mais qui, en réalité, coiffe la valvule tout entière; on peut l'en séparer par une faible traction. Elle est à demi-transparente et sa partie la plus antérieure, qui occupe le cul-de-sac périvalvulaire (zone de sécrétion de Cuénot) porte de nombreux plis annulaires (fig. 19, III); cette membrane se déchire facilement. Examinée à un fort grossissement, elle apparaît comme feuilletée (une dizaine de feuillets élémen-

taires étroitement superposés) et régulièrement quadrillée. Elle semble prendre naissance dans le renflement antérieur et s'organiser autour de la valvule; 2) extérieurement à cette membrane feuilletée, mais seulement dans l'intestin moyen tubulaire séparé de la partie globuleuse par un isthme étroit, on remarque une

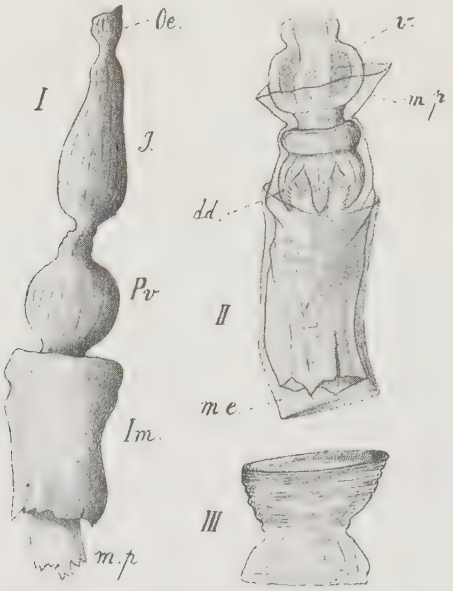

Fig. 19
Forficula auricularia. — I. Région antérieure du tube digestif
II. Région proventriculaire après résection de la paroi intestinale; *dd,* dents arquées de la valvule; *me,* membrane externe.
III. Partie antérieure engainante plissée de la péritrophique.

seconde enveloppe, sorte de manchon muqueux plus ou moins nettement différencié, de coloration jaune et limité en dehors par une pellicule claire. Il est vraisemblable que la gelée colorée représente l'ensemble des produits assimilables de la digestion et que la pellicule dérive directement de l'épithélium. Il nous a été impossible, sur le frais, d'assigner une origine indiscutable à la membrane feuilletée; cette dernière glisse sur la cuticule réfléchie de la valvule, dont elle ne se décolle pas tou-

jours sans déchirures; toutefois, cette région de la valvule ne peut prendre aucune part à sa formation, car s'il en était ainsi, la péritrophique devrait ou bien emporter les ornements chitineux de la valvule, dans le cas d'une exfoliation, ou alors présenter des lacunes correspondant à ces ornements dans le cas d'une sécrétion.

La lecture des coupes nous permet de proposer une interprétation générale de ces faits (fig. 20). On a vu que l'intestin anté-

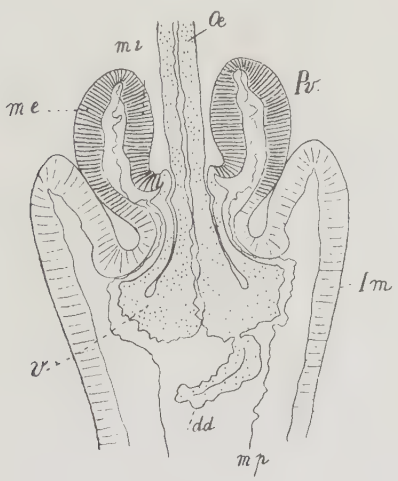

Fig. 20

Forficula auricularia. — Schéma d'une coupe longitudinale de la région proventriculaire. — *mi*, massif interne; *me*, massif externe de la paroi proventriculaire; *dd*, dents arquées de la valvule.

rieur s'emboutit comme c'est la règle; mais le manubrium qui forme la valvule œsophagienne n'est pas uniquement constitué par l'œsophage rétroversé; seule, sa moitié terminale est pourvue d'une couche de chitine ornementée; toute sa moitié basilaire n'est que le prolongement, après rétroversion et sans grandes modifications, de l'épithélium du mésenteron qui forme déjà toute la paroi du renflement globuleux. Un anneau saillant, de section triangulaire, qui possède tous les caractères d'une formation stomodéale, marque d'ailleurs la limite entre ces deux moitiés de la valvule. Il existe un profond sillon antérieur, légè-

rement déplacé en arrière dans le cas particulier. Le renflement antérieur de l'intestin moyen, quelle que soit son apparence extérieure, n'est donc pas un gésier, mais une sorte de proventricule. On peut s'étonner que Bordas (1895 et 1897 a), ne reconnaissant pas d'expansion ventriculaire antérieure aux Forficulides, — qu'il place parmi les plus simples des Orthoptères — considère cet organe comme un gésier bien qu'il ne possède aucune armature chitineuse et qu'il appartienne en grande partie à l'intestin moyen. On ne voit pas davantage pour quelles raisons Imms (1925), dans une figure rudimentaire, le dénomme « a small globular gizzard ».

Description histologique de la région proventriculaire

L'œsophage possède, à l'intérieur de la valvule, de fortes bandes musculaires longitudinales. L'intima est épaisse et stratifiée; elle diminue rapidement d'importance dans le feuillet réfléchi jusqu'à devenir à peu près indiscernable au niveau de l'anneau circulaire qui précède le sillon antérieur. Bien que les cellules de l'intestin moyen qui appartiennent au manubrium aient de grands traits de ressemblance avec celles de la paroi proventriculaire, nous devons cependant établir une séparation entre ces deux massifs, que nous distinguerons sous les noms de *massif axial* et de *massif pariétal*. Le massif axial est formé de cellules allongées, à protoplasme granuleux se colorant en violet foncé, mesurant 70 μ sur 10 μ. Vues en coupe tangentielle ces cellules composent un champ polygonal des plus réguliers. Le noyau est submédian. Le bord libre des cellules (fig. 21) est recouvert d'une sorte de frange homogène claire, faiblement éosinophile, haute de 15 μ environ, absolument ininterrompue. Cette frange, qui rappelle d'abord une bordure normale, se résout à un fort grossissement en un complexe finement strié dans le sens de la longueur de la cellule, mais divisé également en plusieurs étages par de fines lignes parallèles à la surface libre. Nous comptons jusqu'à six étages de ces brosses courtes (fig. 22). Il convient, en effet, de regarder cette frange comme la superposition de bordures dont la genèse, conforme au schéma que nous avons proposé chez les Orthoptères, aurait lieu cependant suivant une période

beaucoup plus courte; en même temps, la sécrétion des cellules épithéliales qui ne jouent plus aucun rôle dans la digestion deviendrait de plus en plus fluide et contribuerait à la constitution de la membrane péritrophique.

Quant aux cellules du massif pariétal, elles sont également

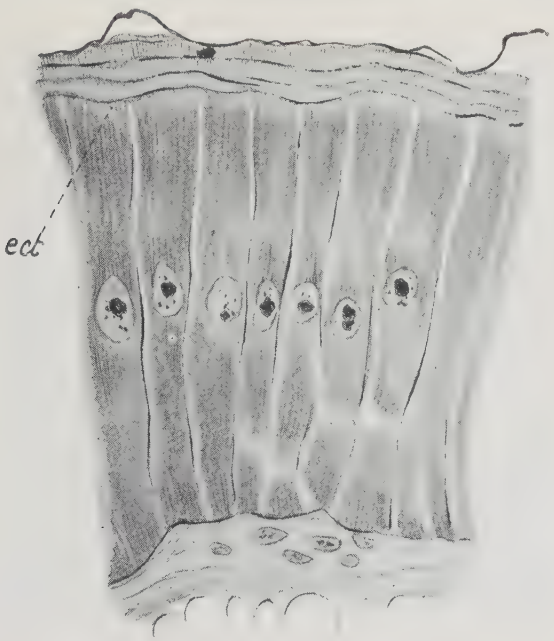

Fig. 21
Forficula auricularia. — Quelques cellules du massif proventriculaire interne avec bordure multiple. — *ect*, zone ectoplasmique.

allongées, avec noyau médian, mais leur protoplasme est moins fortement hématéiphile que celui des cellules axiales. Leur bordure est normale. Nous trouvons ce massif en état de sécrétion active jusqu'au col du proventricule où l'épithélium, plus réduit, cesse de sécréter.

Membrane péritrophique

Une péritrophique sinueuse, très apparente en raison de sa coloration violet foncé, se détache nettement au milieu de la cavité périvalvulaire. Elle semble émaner du fond de cette cavité qui correspond, chez les Dermaptères, à la limite entre le massif axial et le massif pariétal et non à la limite entre le stomo-

Fig. 22
Forficula auricularia. — Superposition des bordures constituant la frange interne (× 1070).

déum et le mésenteron. Cependant, les nombreuses coupes longitudinales que nous avons étudiées nous montrent la membrane en relation tantôt avec la bordure normale du massif pariétal, tantôt avec la frange axiale. Souvent, dans la même coupe, elle va de l'une à l'autre. Il est certain qu'à l'état vivant — avant l'intervention des liquides fixateurs, — les deux massifs sont à peu près au contact et que la cavité périvalvulaire se trouve considérablement réduite. Nous avons alors pensé à une collaboration entre les deux épithéliums, collaboration dont une heu-

reuse série de coupes transversales est venue nous apporter la preuve (microphot. 23). Nous voyons, en effet, à la fois deux membranes libres sur le point de se fusionner en une seule. L'une de ces membranes dérive directement de la bordure pariétale, considérablement bouleversée par les sécrétions; l'autre se détache de la frange axiale. Les deux membranes ne tardent pas

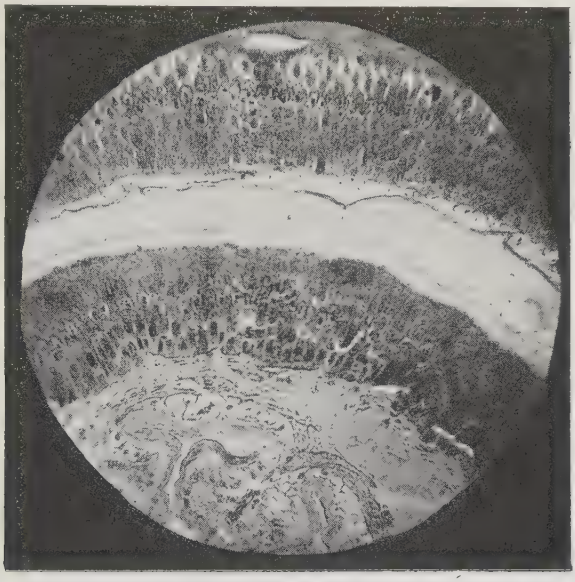

FIG. 23
Forficula auricularia. — Coupe transversale à travers le proventricule, montrant les péritrophiques issues du massif externe (en haut) et du massif interne (en bas) (× 150).

à s'accoler et le passage au niveau de l'isthme proventriculaire étroit vient encore augmenter leur adhérence. La membrane composée ainsi formée flotte librement dans la lumière de l'intestin moyen. Dès lors, le sac alimentaire se trouve renforcé à l'extérieur par les membranes qui se détachent de l'épithélium, ainsi que nous l'avons vu. L'enveloppe muqueuse signalée sur le frais se retrouve sur les coupes sous l'aspect d'un coagulum homogène éosinophile. Remarquons en passant que la cavité du

proventricule ne contient aucune trace de matières alimentaires, comme aucun coagulum ; il s'agit donc bien d'un proventricule *s. str.* répondant à notre définition générale.

Le tube péritrophique complexe, dont la composante proventriculaire ne cesse d'être discernable, franchit finalement la valvule pylorique et s'engage dans l'intestin postérieur où il se prolonge par une enveloppe périfécale.

Cas particulier. — Il nous a été donné d'observer une intéressante variation dans l'anatomie du proventricule : la valvule était, cette fois, normale, c'est-à-dire formée en totalité par l'intestin antérieur rétroversé comme c'est la règle chez les Insectes à proventricule; le massif axial, très réduit, était reporté au fond de l'espace périvalvulaire, conformément à la disposition topographique que nous retrouverons chez les Diptères les plus évolués.

Discussion et Conclusions

Rappelons que Cuénot le premier (1895 b) a désigné d'une manière précise les cellules-mères de la péritrophique au fond du cul-de-sac périvalvulaire; son dessin d'*Ectobia* montre la membrane appliquée sur les cellules-mères, « collée, au début, sur quelques cellules de l'intestin moyen », et glissant, de là, sur le feuillet réfléchi de la valvule. Cette disposition s'appliquerait au cas particulier qui précède. C'est avec raison que Cuénot maintient, chez le Forficule, l'insertion de la péritrophique au fond de l'espace périvalvulaire et reporte sur la valvule la limite entre l'intestin antérieur et l'intestin moyen. Néanmoins, chez les Dermaptères, nous n'avons pas reconnu les cellules de Cuénot, ou plutôt nous croyons qu'il faut en chercher l'équivalent dans l'ensemble du massif axial. Dans tous les cas, il est bon de noter que l'insertion anatomique de la péritrophique correspond à la circonférence de base du proventricule et qu'elle ne se trouve pas nécessairement au fond du sillon antérieur. Cuénot a soutenu que, chez les Dermaptères, les massifs latéraux du proventricule ne jouaient aucun rôle dans la sécrétion de la membrane; nous pensons au contraire que le tube trophique

admet en partie comme éléments les membranes délaminées par ces massifs (1). Il semble que, dans cette collaboration, le massif axial apporte des membranes minces parfaitement délaminées sur presque toute la longueur du foyer; le massif pariétal fournirait une membrane moins homogène, reliée à l'épithélium par un réseau complexe d'anastomoses comme nous en décrirons à plusieurs reprises au cours de ce travail. Nous concluons donc à une origine proventriculaire à partir de l'intestin moyen, suivant le mode décrit chez les Orthoptères, avec renforcement ultérieur dû aux exuviations intestinales.

L'existence d'un organe stomo-mésentérique en forme de dilatation proventriculaire qui se substitue topographiquement au gésier nous apparaît comme un important caractère anatomique des Dermaptères; à ce joint de vue, les Forficulides se différencient nettement de l'ensemble des Orthoptères parmi lesquels ils ont été longtemps rangés.

---

(1) Cuénot a d'ailleurs parfaitement rendu l'allure feuilletée du tube alimentaire; nous ne pensons pas d'autre part qu'il puisse s'agir d'une sécrétion à l'état de gelée, moulée ultérieurement sur la cuticule valvulaire, comme le suggère Vignon dans son désir d'étendre aux groupes les plus variés son hypothèse du laminage.

CHAPITRE IV

ISOPTÈRES et EMBIOPTÈRES

Enderlein (1903), n'envisageant que la morphologie externe, réunissait dans l'Ordre des *Corrodentia* les Copéognathes (Psocoptères), les Mallophages et les Isoptères, ces derniers comprenant les Termitines et les Embidines. Conformément à la Classification d'Imms (1925), nous étudierons séparément l'Ordre des Isoptères et celui des Embioptères, mais dans un même chapitre afin d'établir des comparaisons.

Isoptères

On trouve de bons croquis d'ensemble de l'appareil digestif des Termites dans le livre de Hegh (1922) et nous nous dispenserons pour cette raison d'en publier de nouveaux. En 1912, Feytaud avait figuré correctement la valvule œsophagienne et le bourrelet circulaire qui occupe le fond de l'espace périvalvulaire; mais il ne représente ni même ne mentionne la membrane péritrophique. Même silence dans l'étude, par ailleurs si complète, de Bugnion et Popoff (1912). Une pareille abstention est plus surprenante encore dans le mémoire d'Imms (1920).

Récemment, Montalenti (1930), étudiant *Calotermes flavicollis* et *Termes lucifugus*, assure que la péritrophique est sécrétée en permanence par des cellules épithéliales disposées en anneau autour de la valvule œsophagienne.

Recherches personnelles. — Nous avons eu l'occasion d'étudier sur le frais et sur coupes des individus des deux espèces que l'on capture à Banyuls: *Reticulitermes lucifugus* Rossi, parmi les Mésotermitides et *Calotermes flavicollis* Fabr. parmi les Protermitides.

A un œsophage allongé fait suite, chez *Reticulitermes* une sorte de poche terminale (fig. 24) dont l'intima renforcée est dissociée en épaississements odontoïdes et mérite le nom de gésier. Dans la région de l'intestin moyen qui lui fait suite immédiatement, on distingue par transparence une trompe molle et, à un plus fort grossissement, une membrane qui entoure le bol alimentaire et constitue ainsi une sorte de boyau péritrophique de calibre égal à celui de la valvule. L'intestin moyen est court. Nous ne ferons que mentionner, sur le trajet de l'intestin postérieur, la « poche à parasites » qui limite, en arrière, nos investigations relatives à la membrane.

Fig. 24
Reticulitermes lucifugus. — Coupe longitudinale schématique à travers la région antérieure de l'intestin moyen. — G, gésier à plaques et franges chitineuses.

L'examen des coupes longitudinales et transversales nous montre que la partie antérieure du mésenteron peut être considérée comme l'ébauche d'un proventricule. L'intima stomodéale se poursuit à l'intérieur de la valvule musculeuse où la lumière de l'œsophage affecte la forme d'une étoile à trois branches bifurquées; cette intima diminue progressivement d'épaisseur jusqu'à l'extrémité de la trompe et se réfléchit alors sur la face externe de cette dernière. L'épithélium du mésenteron se compose de massifs cellulaires dont la région basilaire offre l'apparence d'une zone de régénération très active.

Le proventricule paraît symétrique par rapport au plan sagittal. Il existe, comme on l'a vu, un bourrelet circulaire au fond de l'espace périvalvulaire et un sillon antérieur profond. Partout où l'épithélium n'est pas bouleversé par une sécrétion tumultueuse on observe une fine bordure en brosse. On distingue nettement, dans la cavité périvalvulaire, une mince membrane qui se détache de la paroi, vient par endroits adhérer à la trompe dont elle se sépare à son extrémité pour s'engager dans la lumière intestinale. C'est la péritrophique, qui apparaît ici encore

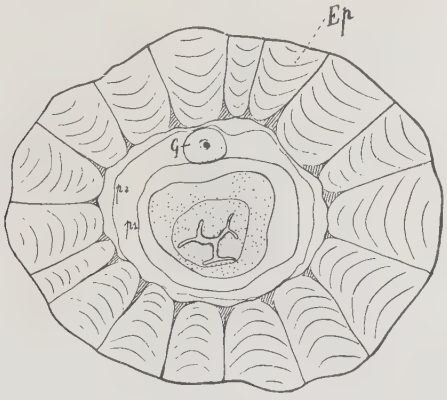

Fig. 25

Reticulitermes lucifugus. — Coupe transversale schématique de l'intestin moyen au niveau de la trompe. — Ep, paroi intestinale; p_1, p_2, péritrophiques successives; G, grégarine.

comme une délamination de l'épithélium du mésenteron; les coupes tangentielles de la membrane elle-même, réalisées fortuitement montrent que cette dernière porte, au moins au début de sa formation, une sorte de quadrillage, empreinte exacte des massifs épithéliaux cités plus haut. La péritrophique, qui s'insère dans le sillon antérieur, peut être suivie sur toute la longueur de l'intestin moyen; nous l'avons observée jusque dans l'ampoule pylorique qui est séparée de la poche à parasites par une valvule; au-delà de cette valvule, elle cesse d'exister.

Une coupe transversale menée au niveau de la trompe (fig. 25), montre une première membrane p1 située immédiatement autour

de la valvule, et une seconde p2 en voie de soulèvement sur la paroi épithéliale. Cette dernière ne tarde pas à se fixer sur p1. sinon sur toute son étendue, du moins sur des territoires plus ou moins importants, car la sédimentation des membranes élémentaires est soumise à de nombreuses causes de trouble, dont une des plus importantes est la présence possible de parasites tels que les Grégarines (G.).

L'anatomie de la région antérieure est sensiblement la même chez *Calotermes*; il existe ici encore un gésier; la trompe est molle, mais pourvue cependant d'une musculature interne; la péritrophique, en relation avec la paroi épithéliale, se rattache à une sorte de bourrelet circulaire qui occupe le fond du proventricule. Nous pensons qu'il est possible de parler d'une véritable sécrétion de la membrane par ce massif, bien que nos préparations ne nous aient pas fourni avec netteté la preuve histologique que nous eussions souhaitée. La péritrophique se différencie sans peine de l'intima réfléchie qui tapisse la trompe, malgré qu'elle en ait sensiblement l'allure et l'épaisseur.

Il faut, en définitive, signaler chez les Isoptères la coexistence d'un gésier et d'un proventricule rudimentaire. Nous assistons chez *Calotermes* tout au moins, à une sécrétion de la péritrophique qui se trouve renforcée par l'apport des délaminations de la paroi intestinale.

Embioptères

Nous décrirons sommairement l'appareil digestif de *Monotylota Ramburi* R. K. dont nous avons pu examiner quatre échantillons (femelles aptères) provenant de Banyuls.

Le tube digestif (fig. 26) est très simple et sensiblement rectiligne; il ne décrit qu'une légère circonvolution au voisinage de l'ampoule rectale. A l'œsophage proprement dit fait suite un renflement de l'intestin antérieur, à parois minces, qui représente un jabot, et qui est franchement séparé, par une importante constriction, de l'intestin moyen. Ce dernier est court; ses parois sont pourvues de gros replis circulaires; les contours de la masse alimentaire sombre sont visibles par transparence. Au débouché d'une vingtaine de tubes de Malpighi filiformes, un brusque rétrécissement marque l'origine de l'intestin postérieur également

court, où le bol fécal noirâtre se segmente en crottes régulièrement arrondies.

La dissection du mésenteron permet d'en extraire une sorte

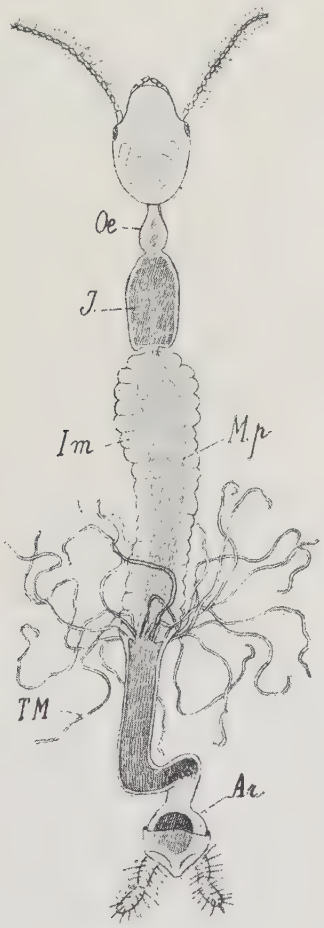

Fig. 26
Tube digestif de *Monotylota Ramburi* (les glandes salivaires n'ont pas été représentées). — *Ar*, ampoule rectale.

d'enveloppe muqueuse constituant un boyau cylindrique qui, sous le microscope, se résout nettement en un complexe de plusieurs membranes anhistes élémentaires, transparentes et d'une extrême

finesse. L'adjonction d'une goutte de SO^4H^2 les fait disparaître instantanément et sans résidu. Ce sac alimentaire débute au niveau du sillon antérieur et se poursuit jusqu'à la partie postérieure de l'intestin terminal où il se résorbe vraisemblablement car les déjections ne sont pas emballées.

Sur les coupes, on trouve le jabot rempli de matières dures ingérées; ses parois, minces et pourvues d'une assise musculaire, passent presque sans transition à l'épithélium de l'intestin moyen. Il n'existe à ce niveau qu'un double repli de la paroi œsopha-

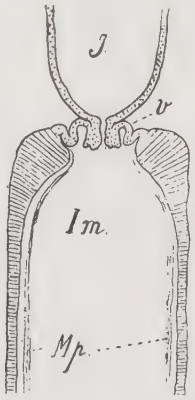

Fig. 27
Monotylota Ramburi. — Coupe longitudinale schématique du passage de l'intestin antérieur à l'intestin moyen.

gienne pouvant à la rigueur jouer le rôle d'une soupape destinée à interdire le retour en avant des particules alimentaires, mais qui, loin de faire saillie dans la lumière intestinale, n'atteint pas la hauteur moyenne de l'épithélium (fig. 27). Il n'existe donc pas à proprement parler de valvule œsophagienne. Les cellules de ce repli se colorent en violet pâle tandis que celles de l'intestin moyen viennent en rouge foncé; par ailleurs, leur protoplasme granuleux peut suffire à les en distinguer. La paroi épithéliale, épaisse de 40 μ en moyenne, atteint, sur le pourtour du repli valvulaire, une épaisseur de 110 μ; elle possède une bordure en brosse de 8 à 10 μ dont les stéréocils sont peu distincts. Le bol alimentaire est très comprimé de sorte qu'il est difficile de distin-

guer à sa surface autre chose que de nombreux fragments membraneux superposés, soudés en un manchon plus ou moins continu; dans le jejunum, ce manchon n'est déjà plus visible; ici, c'est l'intima du proctodéum, épaisse et ininterrompue, qui entoure le bol fécal.

La péritrophique est donc représentée chez les Embioptères par un épais manchon muqueux qui n'est que la superposition de membranes élémentaires délaminées périodiquement par l'épithélium intestinal.

Si maintenant nous comparons les Isoptères et les Embioptères, nous constatons de sérieuses différences dans la structure de leur tractus digestif. Dans les deux cas, à la vérité, le proventricule *s. str.* fait défaut. Cependant, il en existe une ébauche chez les Isoptères, qui se distinguent en même temps par la présence d'un gésier et d'une valvule œsophagienne en forme de trompe molle, alors que chez les Embioptères il n'existe pas même un rudiment de l'un ou de l'autre de ces organes. La paroi du manchon péritrophique, relativement simple chez les Termites, acquiert chez les Embioptères, sur une épaisseur plus considérable, une structure feuilletée d'un tout autre aspect.

CHAPITRE V

LÉPIDOPTÈRES

La morphologie interne des Lépidoptères est d'une remarquable uniformité; elle prête à la représentation schématique. Aussi étudierons-nous l'historique de l'ordre tout entier avant d'exposer nos propres recherches, qui ont porté principalement sur deux espèces : *Bombyx mori* à l'état de larve, et *Pieris brassicae* à l'état d'imago.

C'est VERSON (1870 a) qui, à notre connaissance, cite et représente pour la première fois la « membrane anhiste » recouvrant l'épithélium cylindrique non stratifié de l'estomac (larve de *B. mori*) ; toutefois, il reste bien difficile, d'après son texte ou ses figures, de se faire une opinion exacte sur ladite membrane. Mais, en 1897-98, le même auteur reconnaît dans la membrane anhiste une formation cuticulaire, entourée et renforcée en épaisseur par une sécrétion des cellules épithéliales de l'intestin, sécrétion qui n'est pas sans analogie avec le fibrinogène. Cette membrane est avant tout protectrice ; mais, comme elle fait ordinairement défaut dans la région proximale du mésenteron, son principal rôle est de canaliser vers cette région les sucs digestifs afin qu'ils puissent mieux se mélanger aux particules ingérées.

Cette théorie bizarre est exposée en 1905 avec plus de détails encore: muée comme cuticule et renforcée par des coagula, la membrane anhiste est interposée entre la paroi intestinale et le bol alimentaire; il y a ainsi accumulation, chez la chenille, de particules végétales dans un véritable sac rigide, solide, qu'on peut extraire à la pince. La paroi de ce sac n'est pas un précipité banal dû à la réaction des sucs en présence (FRENZEL) puisqu'on le retrouve en voie de formation dans l'intestin complètement

vide de la jeune larve; ce n'est pas non plus une sécrétion cuticulaire pure (SCHIEMENZ), car on ne la trouve pas, dans la période embryonnaire, alors que l'intestin n'a pas encore sécrété. Elle se présente, chez la chenille ou à la sortie d'une mue, sous l'aspect d'une membrane adhérant intimement à la surface de l'épithélium; puis elle prend la forme d'un sac libre, comme si elle se trouvait soulevée par les premières gouttes de sécrétion. Il faut donc lui assigner une origine épithéliale; mais, dans la suite, elle devient épaisse, grossière et inégale jusqu'à donner l'impression d'un coagulum membraneux; il y a bien, en réalité, apport de substances coagulées, et tout se passe comme si les gouttes subissaient une précipitation partielle, le reste de la sécrétion demeurant fluide et servant à la digestion. De plus, l'espace péritrophique ne serait clos ni en avant, ni en arrière, de sorte qu'il y aurait communication directe entre l'intérieur et l'extérieur du sac. Dans ces conditions, la pression qu'exerce le bol alimentaire sur les parois du sac suffit pour conduire les sucs digestifs qui circulent dans l'espace péritrophique jusqu'à la partie antérieure, assurant ainsi l'imprégnation des matières alimentaires compactes.

Cette erreur imprègne tous les travaux de VERSON relatifs au Ver à soie.

Tout autre est l'erreur de NAZARI (1889) qui fait de la membrane une cuticule vraie, en continuité de substance à la fois avec celle de l'intestin antérieur et celle du proctodéum.

VIGNON (1901) a exposé sa conception de la genèse de la péritrophique chez le Ver à soie: cette membrane s'écoule, dans la totalité de l'intestin moyen, en une nappe irrégulière. « La nappe chitineuse... résulte d'une sécrétion liquide, et, à une faible distance de l'épithélium, cette chitine se condense en vagues et en replis divers. Son épaisseur résulte, en chaque point, des conditions mécaniques réalisées. » C'est la fameuse théorie de la sécrétion à distance.

Il faut arriver aux travaux de BORDAS (1905) sur la chenille d'*Io Irene* pour trouver, appliquée aux Lépidoptères, l'idée de cellules-mères de la péritrophique. B. décrit une valvule œsophagienne faible, puis une ceinture glandulaire, caractéristique des larves de Lépidoptères, l'ensemble des diverticules de cette

région étant connu sous le nom de proventricule. Que cette définition du proventricule soit ou non recevable, il n'en est pas moins vrai que l'attention de l'auteur s'est portée plus particulièrement sur la région antérieure du mésenteron, là précisément où VERSON perdait de vue sa membrane. Les cellules génératrices de la péritrophique sont rangées en couronne au fond du cul-de-sac périvalvulaire ; leur activité sécrétrice est suffisamment démontrée par la nature de leur cytoplasme finement granuleux, la présence de vacuoles, de gouttelettes marginales d'excrétion et surtout par leur contact avec la portion initiale de la membrane. En somme, « la production de la péritrophique est due à la sécrétion d'une bande de cellules génératrices marquant l'origine de l'intestin moyen et adaptées à des fonctions toutes spéciales ». C'est, on le voit, la transposition de la théorie de CUÉNOT aux larves des Lépidoptères. B. fait des constatations analogues chez les larves de Noctuides (*Hadena*) puis, en 1911, chez celles des Sphingides. Si les cellules-mères semblent passer sans modifications importantes aux cellules de l'intestin antérieur, la transition est encore moins brusque du côté du mésenteron. Dans la péritrophique, B. voit l'équivalent du *Trichter* (SCHNEIDER) ou du *Funnel* (MIALL et HAMMOND).

En 1909, passant en revue les 17 stades du développement larvaire de la Chenille de l'Euphorbe (*Deilephila*), DEEGENER fait allusion à plusieurs reprises à une membrane, légèrement colorée en violet par l'hématoxyline et couchée directement sur la bordure en brosse, sans s'insinuer toutefois dans les replis de l'épithélium. Unique au début du développement, elle ne tarde pas à être doublée extérieurement par une nouvelle formation due à la soudure des parois des vacuoles épithéliales. Cette membrane d'origine vacuolaire se fixerait fortement par endroits à la première. Malheureusement, une certaine confusion semble régner, dans le mémoire de D., relativement à son affinité pour les colorants: considérée une première fois, en effet, comme prenant intensément le violet à la façon d'une péritrophique, elle est, par la suite, décrite comme éosinophile et facilement discernable de la première. Quant à la péritrophique embryonnaire elle-même, son origine n'est pas envisagée spécialement.

MAX BRAUN (1912) en parle seulement comme d'une formation

bien connue: « in dem Raum zwischen Stäbchensaum und peritrophischen Membran ».

Plus recemment (1929), TAHIR-ERTOGROUL a été amené à formuler son opinion au sujet de l'origine de la péritrophique chez le Ver à soie: il voit, sous le plateau strié des cellules épithéliales, se former des vacuoles qui vont sans cesse en s'accroissant. A un moment donné, les vacuoles de deux ou trois cellules voisines se fusionnent et se détachent du protoplasme; les plateaux striés prennent alors la forme de dômes; le processus se poursuivant, une cuticule se trouve exfoliée: c'est la péritrophique. En même temps qu'on assiste au rejet des anciens plateaux striés on observe de place en place la régénération d'un nouveau plateau. La péritrophique récemment formée est en conséquence lisse du côté de la lumière intestinale, plus ou moins irrégulière du côté opposé à cause des fragments de cytoplasme qui peuvent encore y être attachés. Plus tard, elle deviendra unie sur ses deux faces. La membrane péritrophique, pour TAHIR-ERTOGROUL, n'est donc pas une sécrétion des cellules intestinales, mais bien l'ensemble des plateaux striés détachés en masse. *C'est un organe cellulaire délaminé et devenu indépendant.*

La même année (1929), TCHANG-YUNG-TAÏ, (*Galleria mellonella* L. et *Achroia grisella* F.), établit que les cellules du mésenteron dégénèrent après une courte période de fonctionnement. Il y aurait: 1) rénovation partielle et continue dans l'intervalle des mues et pendant la métamorphose, et, de plus, 2) rénovation totale et périodique à l'approche de la mue comme au début de la métamorphose. La bordure en brosse, considérée dans les petites cellules basales de l'épithélium, dérive de la *striation* de la zone cytoplasmique apicale qui ne présentait auparavant aucun aspect particulier. Or, il se différencie à la surface de cette bordure et en même temps qu'elle une *membrane apicale* cuticulaire, parfois chitinisée. Ce sont les membranes apicales qui, se détachant indépendamment des brosses, forment chaque fois dans la cavité intestinale « des feuillets de la membrane péritrophique des auteurs. » TCHANG démontre, en s'appuyant sur les documents fournis par les deux Lépidoptères, que la membrane ne peut résulter de la délamination de la bordure proprement dite, qu'elle ne peut être non plus le produit d'une sécrétion

spéciale et qu'elle « *doit toujours avoir pour origine la membrane apicale de l'épithélium.* »

Enfin, HENSON (1930) figure sans les nommer les péritrophiques de la larve de *Pieris brassicae.*

Recherches personnelles. — A) *Larve de Bombyx (Sericaria)*

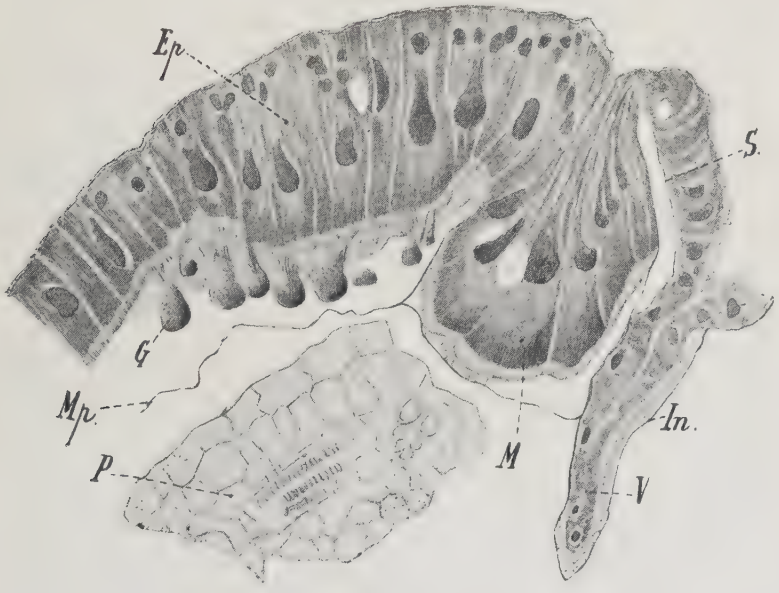

FIG. 28
Larve de *Bombyx mori.* — Passage de l'épithélium de l'intestin antérieur à celui du mésenteron. — *In*, intima stomodéale; M, massif des cellules-mères de la péritrophique; G, gouttelettes de sécrétion; *Ep*, épithélium de l'intestin moyen; P, fragment de parenchyme foliaire ingéré.

mori. — C'est chez les toutes jeunes larves que les figures sont le plus nettes et que l'origine de la membrane est le moins pénible à débrouiller. La région antérieure de l'intestin moyen est lisse, la plupart du temps à parois minces et pourvues, à l'éclosion, d'une bordure uniforme. La région postérieure, au contraire, est plus ou moins plissée et ses cellules sont, à l'éclosion, en pleine activité. Il existe une valvule œsophagienne mince qui flotte librement dans la lumière intestinale. Dès l'éclosion, un bourrelet

circulaire occupe tout le fond du cul-de-sac périvalvulaire; mais, à ce stade, l'intestin moyen est rempli d'un liquide brun-acajou qui se coagule à la fixation et déchire les rubans; nous n'avons, de ce fait, pas acquis assez de certitude pour affirmer la présence d'une membrane enveloppante. C'est une larve de trois semaines, ayant absorbé une petite quantité de parenchyme vert, qui nous a fourni une figure assez claire pour étayer notre description (fig. 28). Ici l'on distingue facilement, sur la coupe longitudinale, de chaque côté de la valvule, une dizaine de cellules à protoplasme finement granuleux, hématéiphile, d'autant plus dense et plus coloré qu'on se rapproche du bord libre de la cellule. Ce dernier supporte une bordure en brosse à stéréocils dissociés dont la pellicule externe est en continuité avec une fine membrane qui se poursuit elle-même sans interruption par la péritrophique et ne saurait être confondue avec l'intima réfléchie de la valvule très voisine cependant, mais beaucoup plus épaisse. Le noyau de ces cellules est basilaire; le plus souvent, une énorme vacuole claire occupe jusqu'aux deux tiers de leur longueur. Nous avons quelque raison de penser que ce massif, bien que faiblement différencié, représente le groupe des cellules-mères de la péritrophique. Tout au moins serait-il le lieu d'insertion de la membrane assurant la liaison permanente du sac alimentaire avec le mésenteron et, par suite, son étanchéité.

Les cellules suivantes sont en pleine activité, comme chez toutes les chenilles de Lépidoptères ; une multitude de gouttelettes s'en échappent et tombent dans la lumière intestinale. Les sécrétions sont, dans la plupart des cas, si tumultueuses qu'elles empêchent de saisir l'insertion réelle de la péritrophique, et l'observation de la membrane elle-même devient assez difficile pour que certains auteurs, manquant sans doute uniquement de patience, en soient venus à nier son existence à ce niveau.

Il est très probable que la péritrophique, ainsi rattachée aux cellules de Cuénot, et encore extrêmement mince, se trouve renforcée par la suite, non par des sécrétions à distance de l'épithélium, mais par l'addition de nombreuses membranelles dérivant de cet épithélium. La membrane est donc en réalité composée, comme toutes celles que nous avons vues jusqu'ici; mais elle se présente sur les préparations sous l'aspect d'une

ligne sinueuse, plus ou moins rameuse, souvent en rapport de contact avec l'épithélium. Nous n'avons pas été surpris de la trouver parfois doublée extérieurement d'un léger coagulum. L'espace péritrophique renferme en outre de fines membranes en relation soit avec la surface libre de l'épithélium, soit avec la péritrophique à laquelle elles commencent à adhérer, soit avec les deux à la fois. S'il est bien exact que la membrane ne s'insinue pas dans les replis intestinaux (DEEGENER), elle se trouve cependant en relation avec l'intérieur des plis par l'intermédiaire de membranelles qui y prennent leurs racines.

A la partie postérieure de l'intestin moyen existe une valvule pylorique, simple lame circulaire; là, le boyau s'engage sans solution de continuité dans l'intestin postérieur.

Nous ferons deux remarques en passant :

a) L'épaisseur de la membrane croît régulièrement d'avant en arrière, circonstance qui nous semble impliquer, si l'on admet un renforcement homogène de l'épithélium tout entier, un mouvement régulier de translation du boyau dans le même sens;

b) On constate, à la dissection, que, chez des larves mal nourries, le boyau n'étant plus évacué régulièrement peut se replier sur lui-même et entasser ses boucles dans la lumière de l'intestin; la longueur du sac ainsi accumulé a été trouvée, dans un cas, égale à trois fois celle du mésenteron. Ce fait ne peut guère s'expliquer que par une *production continue de la membrane* dans la région antérieure du mésenteron.

Par quel mécanisme les membranelles de renforcement sont-elles produites ? Peut-on souscrire sans réserves, dans le cas du Ver à soie, à l'hypothèse de TAHIR-ERTOGROUL, l'une des plus récentes et que l'on pourrait être tenté de considérer à ce titre, comme définitive ? Il convient de remarquer, tout d'abord, que, suivant cet auteur, la membrane serait constituée exclusivement par une superposition de membranelles ayant la valeur anatomique d'organes cellulaires délaminés. Or, nous croyons que ces membranelles ne font que *renforcer la péritrophique* issue de cellules initiales spécialisées. D'autre part, nous avons observé avec la plus grande attention les bordures chez un grand nombre de larves d'âges différents, prises dans des conditions d'alimentation très variées. *Dans aucun cas, la bordure n'est muée*

en totalité. Seule se détache la fine membrane qui s'étale sur l'extrémité libre des stéréocils. Les gouttelettes de sécrétion se frayent un passage au travers du plateau strié; elles *traversent* la bordure, mais elles ne la soulèvent pas. Tant que la sécrétion ne dépasse pas un certain degré d'intensité, le plateau ne porte aucune trace de cette effraction. On voit alors la fine membrane décollée coiffant directement ou à quelque distance la goutte de sécrétion qui a réussi à se faire jour et s'étale à la surface de la bordure (1). Toutefois, lorsque la sécrétion devient tumultueuse, la bordure se trouve désorganisée et la membrane entièrement délaminée. Plus tard, on assiste à la genèse d'une nouvelle bordure.

Il convient de remarquer, en outre, que la délamination n'est pas inévitablement la conséquence d'une sécrétion. Il semble bien que *l'état de maturité* de la membrane soit la condition primordiale de son exfoliation qui serait ensuite provoquée par de nombreux facteurs dont la sécrétion est certainement l'un des plus importants.

B) *Imago de Pieris brassicae* L. — Nous n'avons trouvé, dans notre revue historique, aucun document concernant les Lépidoptères adultes. C'est que ces derniers ont été considérés par les auteurs comme *dépourvus de membrane péritrophique*. Berlese seul exprime quelques doutes à ce sujet; mais l'absence de membrane est affirmé par Packard (1898) dans son Textbook et cette affirmation, reproduite à peu près textuellement par Bordas (1905) tend à devenir classique. L'étude de coupes longitudinales de l'intestin de *Pieris brassicae* nous a montré que c'était là une réputation mal fondée.

1° *Examen sur le frais*. — Nous trouvons chez *Pieris* un proventricule nettement individualisé, se présentant extérieurement sous l'aspect d'une dilatation piriforme, de 260 sur 400 μ.

(1) La plus grande prudence s'impose lors des essais de reconstitution et l'on doit se garder de rapporter, sans un examen attentif du ruban tout entier, telle goutte excrétée hors bordure à la cellule qu'elle paraît surmonter; il ne faut pas oublier, en effet, que les gouttelettes ont un tendance à se répandre à la surface de l'épithélium.

environ, dont le col étroit se raccorde à l'intestin moyen proprement dit. Il existe une valvule allongée non mouillable. Sur le frais, la péritrophique est difficilement discernable dans la région antérieure de l'intestin; elle apparaît peu à peu, à mesure qu'on s'en éloigne, comme un tube simple, complètement transparent et rempli d'un liquide jaune-verdâtre. Nous avons réussi à l'isoler.

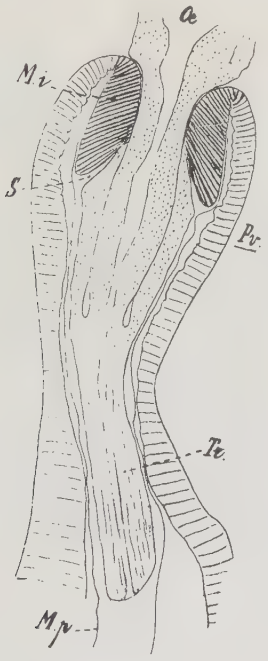

Fig. 29

Pieris brassicae. — Coupe longitudinale schématique de la région proventriculaire. — P*v*, organe proventriculaire; M*i*, massif sécréteur interne; T*r*, trompe.

Sa partie proximale, qui coiffe la valvule, est dilatée, mais le tube, rétréci subitement au niveau du col, se poursuit sans aucune solution de continuité jusqu'à l'ampoule malpighienne. Durant ce trajet, le boyau péritrophique augmente régulièrement de calibre et d'épaisseur; il reste plissé longitudinalement et sur sa face externe sont fixées de fines gouttelettes réfringentes de sécrétion.

2° *Etude des coupes.* — Le feuillet interne de la valvule se compose, comme la paroi de l'œsophage, d'un épithélium mince recouvert d'une intima chitineuse molle et plissée. Au niveau du col (fig. 29), l'épithélium se réfléchit en augmentant d'épaisseur, mais sans présenter de figures cellulaires caractéristiques. Cependant, ce tissu n'atteint pas la base de la valvule dont la moitié proximale est, en effet, occupée par un épithélium d'aspect très différent, séparé du premier par un sillon (antérieur) profond et

Fig. 30
Pieris brassicae. — Coupe longitudinale du proventricule. Début de la péritrophique (× 140).

étroit. Quant à l'intima chitineuse qui doublait le feuillet direct, elle ne se réfléchit pas en même temps que son épithélium, mais l'abandonne au contraire et pénètre dans l'intestin moyen sur une longueur de 0,4 à 0,6 mm.; c'est alors seulement qu'elle revient en avant pour doubler le feuillet externe rétroversé. Le tube chitineux épais, plus ou moins replié sur lui-même, qui prolonge ainsi la valvule est libre à son extrémité : c'est, si l'on veut, une *trompe*.

Les cellules qui composent le massif signalé à la base du feuillet réfléchi sont de petite taille, allongées, très étroites, régu-

lièrement déversées vers l'extérieur (fig. 31). Leur protoplasme est finement granuleux; le noyau, central, peu apparent. Elles prennent avidement l'hématoxyline. Leur plateau strié est d'une extrême finesse, et les stéréocils sont fréquemment disjoints par des gouttelettes. Les caractères morphologiques de cet épais manchon cellulaire, en particulier la présence d'une bordure, le

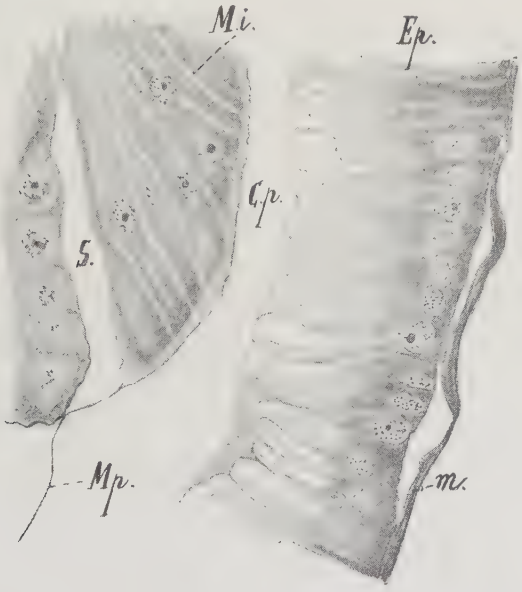

Fig. 31
Pieris brassicae. — Région du sillon antérieur. — E*p*, paroi de l'organe proventriculaire; *m*, musculaire; M*i*, massif sécréteur interne; C*p*, chambre périvalvulaire.

rattachent à l'intestin moyen. On se rend compte, aux plus forts grossissements, que sa bordure est une frange étagée qui rappelle à une plus faible échelle, la frange interne observée chez *Forficula*.

Du bord inférieur de ce manchon se détache un mince tube péritrophique qui, dans ce cas encore, se trouve constituer le prolongement direct du bord externe de la brosse et qui, d'autre part, s'engage dans le mésenteron en glissant sur la trompe. Il est utile d'insister sur le fait que la membrane coiffe le manchon

jusqu'à sa base et qu'elle ne prend nullement son insertion dans le sillon antérieur. L'examen sur le frais nous avait, du reste, déjà renseigné sur ce point.

Par une transition insensible, ce massif cellulaire passe à la paroi proprement dite du proventricule.

Il existe donc, chez l'imago de *Pieris brassicae* un proventricule et une membrane péritrophique nettement en relation, dans sa partie antérieure, avec la bordure des premières cellules de l'intestin (massif interne, comme dans le cas de *Forficula*) qui semblent spécialement adaptées à la sécréter.

*
**

Aux observations qui précèdent, nous ajouterons quelques remarques suggérées par l'étude, plus rapide, de deux autres Lépidoptères communs :

a) *Cossus cossus* L. (larve). — La lecture des coupes est, dans ce cas grandement facilitée par une étude préalable sur le frais; il se forme à la surface des cellules épithéliales une sorte de réseau spongieux dont les mailles finissent par tomber dans la lumière de l'intestin. Nous pensons que ce phénomène peut être rapproché de la chute de membranelles observée chez le Ver à soie ; mais, tandis que chez ce dernier les fragments détachés, relativement étendus, se soudaient en une véritable membrane, chez le *Cossus* les éléments membraneux très divisés restent isolés et encombrent l'intestin moyen. Toutefois, dans l'espace compris entre la trompe chitineuse allongée et la paroi intestinale particulièrement active, nous avons pu suivre une trace membraneuse indiscutable. Mais les images sont loin d'avoir la netteté de celles de *Bombyx mori* et nous n'y trouvons pas de massif différencié auquel on puisse attribuer avec certitude la production permanente d'une membrane.

b) *Trochilium apiforme* Cl. (imago). — Les coupes longitudinales nous montrent une valvule rudimentaire dépourvue de tube chitineux. Il n'y a pas de proventricule ni de péritrophique comparable à celle de *Pieris*.

Conclusion. — Nous avons montré que, contrairement à l'opinion généralement reçue, il peut exister une membrane péri-

trophique chez les Lépidoptères adultes. Chez l'imago comme chez la larve, on constate que l'épaisseur du tube trophique croît progressivement d'avant en arrière et, de plus, dans le cas d'une alimentation insuffisante, que ce tube entasse ses boucles dans la région pylorique de l'intestin moyen au lieu d'être évacué. Il faut donc admettre que la sécrétion proventriculaire a lieu d'une manière continue. C'est ce mécanisme qui, chez les Diptères, deviendra la règle générale.

CHAPITRE VI

COLÉOPTÈRES

I. **Adéphages.** — Ce sous-ordre, avec l'unique division des Caraboïdes, renferme des Coléoptères carnassiers, considérés comme relativement primitifs, dont les larves actives sont également prédatrices. Il s'agit là d'un groupe des plus homogènes que nous étudierons en premier lieu.

Recherches antérieures. — Dans un mémoire qu'il est impossible de passer sous silence, Bizzozero (1893) avait attiré l'attention sur l'épaisse bordure en brosse des Dytiques, dont les éléments (bâtonnets) sont parfois si individualisés qu'on croirait se trouver en présence de cils vibratiles. Toutefois, l'auteur ne mentionne aucune membrane interne.

Deegener (1910) pense de même qu'il n'existe pas, chez *Macrodytes* (*Dytiscus*) *circumcinctus,* de membrane alimentaire comparable à celle de la Chenille de *Deilephila.* Il ne rencontre que des ébauches d'une gaîne fine et discontinue. Cependant, il a pu observer, une seule fois, dans la région distale rétrécie du mésenteron, une pellicule pouvant à la rigueur donner l'illusion d'une péritrophique.

Rungius (1911 b) ne reconnaît pas non plus de membrane chez le Dytique. C'est aussi l'opinion de Berlese et de tous les auteurs qui, après lui, ont examiné à ce point de vue les Carabides ou les Dytiscides.

Recherches personnelles. — Nous avons disséqué quelques types de ce groupe; nous exposerons nos résultats en suivant l'ordre de la classification :

Carabides. — (*Carabus auratus* L., *C. catenulatus* Fabr., *C. auronitens,* var. *ignifer* Haury). Etude sur le frais seulement.

Dans la région proximale dilatée, hérissée de diverticules allongés, nous ne voyons pas de membrane; mais la région distale, courte, cylindrique, aux diverticules plus réduits, renferme une sorte de boyau muqueux, de couleur foncée noirâtre ou lie de vin suivant les espèces, qui résulte d'une accumulation de fragments membraneux. Ce tube se poursuit dans l'intestin postérieur.

Calosoma inquisitor Fabr. (sur le frais et sur coupes).

Il existe une faible valvule œsophagienne, séparée à sa base de l'intestin moyen par un sillon antérieur profond. Dans la région moyenne de l'estomac, et surtout dans la lumière même des digitations qu'il supporte, il est possible de distinguer, à un fort grossissement, des membranelles authentiques qui toutefois ne s'associent pas pour constituer une membrane continue. Il n'en est plus de même dans la région pylorique où la délamination devient indiscutable, déterminée par la sortie d'abondantes gouttes de sécrétion. Dans le quart postérieur de l'intestin s'organise une sorte de boyau comparable à celui du Carabe et qui doit être facilement éliminé grâce aux pointes chitineuses courtes dirigées en arrière qui garnissent l'intima proctodéale. L'existence à ce niveau d'une sorte de tube nous paraît due à plusieurs causes : 1° l'accumulation des déchets de la digestion, ainsi que des fragments membraneux mués dans les régions proximales ; 2° une délamination plus active des massifs cellulaires qui précèdent immédiatement la valvule postérieure et dont les épaisses muqueuses viennent se mouler à la surface des déchets.

Cicindélides. — (*Cicindela campestris* L.). Les conclusions précédentes sont rigoureusement applicables aux Cicindèles; un boyau alimentaire n'est décelable que dans la région prépylorique. Mais l'examen de coupes longitudinales nous a permis de saisir quelques-unes des phases essentielles de la délamination, par exemple la phase de double bordure, et le décollement de la membrane.

Dytiscides. — (*Dytiscus* sp., *Cybister* sp.). Les Dytiscides possèdent un réticulum membraneux dans la partie antérieure de l'intestin moyen; dans tous les cas, nous avons observé dans la

région prépylorique le boyau mentionné par DEEGENER (microphot. 32). Nous confirmons donc, en les généralisant, les observations faites par cet auteur dans un cas qu'il tenait pour isolé et qui était celui d'un Insecte à jeun depuis 24 heures. La plupart des nôtres se trouvaient dans des conditions analogues.

CONCLUSION: Les Coléoptères carnassiers du groupe des Adéphages constituent donc également à notre point de vue un groupe

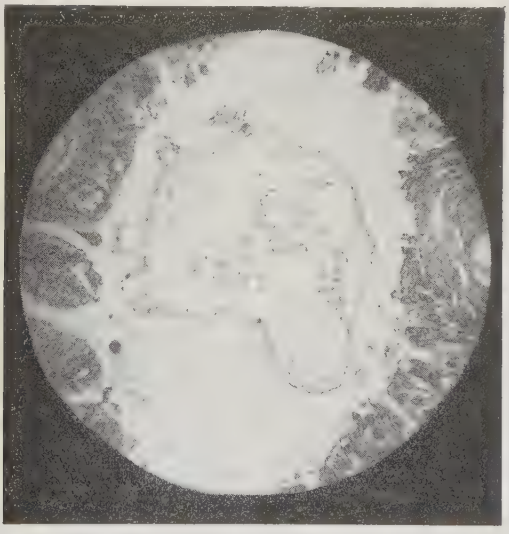

FIG. 32
Dytiscus sp. — Coupe transversale de l'intestin moyen; manchon péritrophique (× 135).

homogène. Dépourvus de proventricule, ne possédant qu'une valvule œsophagienne rudimentaire, ils ne s'écartent pas du type à boyau péritrophique postérieur que nous avons souvent rencontré jusqu'ici. Un sac péritrophique étanche existe dans le mésenteron des Dytiscides adultes.

II. — Le sous-ordre des **Polyphages** réunit tous les autres Coléoptères dont le genre de vie diffère notablement d'un groupe à l'autre.

En ce qui concerne les STAPHYLINOÏDES, nous possédons le mémoire de KRÜGER (1910) consacré à deux Psélaphides (*Pselaphus* et *Claviger*); l'auteur signale une faible collerette œsophagienne (Kragen); mais, bien qu'ayant une connaissance approfondie des travaux de MŒBUSZ, il ne fait aucune allusion à la membrane péritrophique, car l'intestin moyen est soluble *entièrement* dans la potasse. D'autre part, K. croit distinguer à l'intérieur même des cellules, à la périphérie des gouttelettes, une structure qui n'est pas sans rappeler celle d'un plateau strié. Si cette observation est exacte, elle viendrait à l'appui de l'hypothèse déjà faite à plusieurs reprises que la striation du cytoplasme est liée à l'existence de courants de sécrétion dont elle représente la figure histologique.

Parmi les DIVERSICORNES, notre attention se portera en premier lieu sur les Dermestides et le mémoire de MŒBUSZ (1897) sur la larve d'*Anthrenus*.

MŒBUSZ mentionne la valvule œsophagienne, mais semble croire que, grâce à cet organe, les tissus de l'intestin antérieur passent insensiblement à ceux du compartiment suivant. Or, nous savons déjà que la valvule n'est pas un organe de transition et qu'un sillon plus ou moins profond, mais toujours bien accusé sépare les deux formations. L'auteur s'en prend à SCHNEIDER d'avoir, à la suite de MECZNIKOFF, WAGNER et RAMDOHR, fondé la Trichtertheorie en cherchant à préciser les conditions d'existence, la constitution anatomique et le sens physiologique de l'entonnoir. La présence d'une membrane interne chez les Arthropodes les plus divers serait, pour lui, le seul point sur lequel les auteurs sont d'accord. On peut reprocher à M. d'avoir, intentionnellement ou non, porté la question du tube trophique sur le terrain de la théorie pure comme aussi d'avoir rangé VAN GEHUCHTEN parmi les auteurs qui voient dans la membrane un prolongement de l'intima du proventricule.

Pour M., c'est la basale chitineuse qui joue un rôle de premier plan dans la régénération totale de l'épithélium moyen et vraisemblablement, à la fin de son existence, comme Trichter, ou comme péritrophique, puisqu'elle est seule susceptible de persister. Ce processus de régénération totale de l'épithélium n'est pas sans rappeler les observations déjà rapportées de SOMMER

sur *Macrotoma* et de v. Rath sur les Diplopodes. Nous allons le retrouver chez les Hydrophilides.

On connaît le curieux mode de défécation des Hydrophilides. Etudiée d'abord par Vangel, Frenzel, la question des déjections anales est reprise par Bizzozero (1893) avec d'excellentes figures à l'appui. Les Hydrophiles, par exemple, émettent des sortes de cordonnets élastiques, blanchâtres, à demi-transparents, dans lesquels la basale (Chitinmembran) est reconnaissable sous une couche externe d'aspect muqueux grâce à ses empreintes infundibuliformes régulièrement disposées. Cette exfoliation a lieu suivant un rythme assez régulier de 3 jours environ. L'épithélium intestinal a été lui-même nécessairement rejeté puis digéré et l'on n'en trouve plus de traces. Ainsi se traduit, chez l'Hydrophile, la rénovation totale et en bloc de l'épithélium.

Rengel (1898) se range à l'opinion de Bizzozero, tout au moins dans ses grandes lignes.

Quant à Portier (1911), il n'ajoute rien à la théorie de l'exfoliation; mais il indique, en physiologiste, la destination des sacs membraneux et voit là un véritable cas d' « entérite mucomembraneuse », grâce à quoi les matières fécales « enrobées » et « cachetées » ne peuvent contaminer les orifices stigmatiques.

Plus près de nous, H. v. Lengerken (1927) observe lui-même la mue de la basale, d'une manière irrécusable, chez l'*Hydrous aterrimus* Esch. Toutefois, il fait remarquer que ce n'est pas là une péritrophique répondant à l'interprétation habituelle.

C'est également notre opinion. La membrane évacuée par les Hydrophiles, membrane dont la longueur totale (somme des fragments) est sensiblement égale à celle de l'intestin moyen, n'a pas les caractères d'une péritrophique. Elle est régulière et d'épaisseur uniforme, mais sa surface est hérissée d'ornements chitineux (entonnoirs) dont l'origine n'a plus besoin d'être précisée. Cependant, indépendamment de cette membrane, on observe dans la lumière de l'intestin, un ensemble de lambeaux plus ou moins agglutinés, qui dérivent manifestement de l'épithélium; la bordure en brosse est nette partout, mais plus développée dans la région cardiaque, et la délamination débute au niveau du sillon antérieur. Cette délamination à partir des bordures et

la rénovation épithéliale apparaissent comme deux phénomènes indépendants et Mœbusz s'est peut être trop hâté de critiquer ses devanciers en s'appuyant sur un cas particulier.

Chez la larve d'*Attagenus pellio* L. (Dermestides), nous avons reconnu, sur coupes longitudinales, une membrane qui se soulève également de la bordure épithéliale, assez indistincte dans la

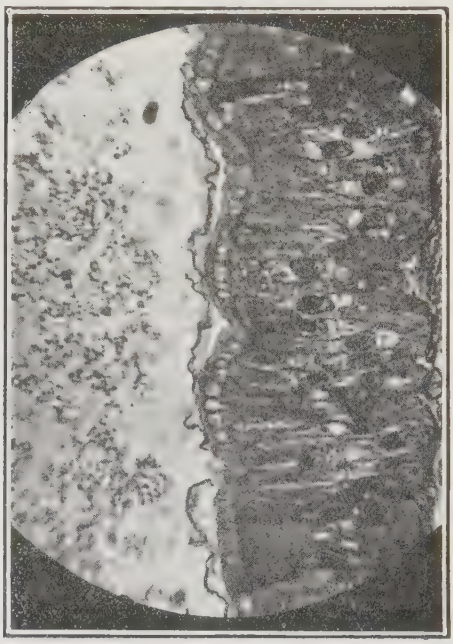

Fig. 33
Hydrophilus sp. — Fragment de l'épithélium de l'intestin moyen avec délamination d'un élément de péritrophique (× 320).

région antérieure, mais devenant, comme de coutume, tout à fait nette au passage de l'ampoule pylorique. A ce niveau, la membrane est multiple.

Karawaiew (1899) ne mentionne aucune formation péritrophique chez la larve d'*Anobium paniceum*; de même Vogel (1915) chez les Lampyrides. Les observations que nous avons faites sur *Phausis splendidula* L. nous ont permis de constater que si, dans la région dilatée de l'intestin, n'apparaît aucune

membrane figurée, il existe par contre, dans la région étroite, une active délamination s'étendant sans interruption sur de larges territoires de l'épithélium; un boyau axial compact, formé de membranes exuviées, existe au niveau de la valvule pylorique et se trouve finalement évacué.

Hétéromères. — En 1896, Rengel décrit les gerbes de bâtonnets qui composent la bordure en brosse de la larve de *Tenebrio molitor,* mais il ne décrit aucune membrane interne.

Mentionnons simplement les recherches de Beauregard (1884) sur les Vésicants. Pour lui, la lame chitineuse hyaline du feuillet valvulaire réfléchi est en continuité, d'une part avec la propre chitine de l'œsophage, d'autre part avec la cuticule qui recouvre l'épithélium de l'estomac. « La cuticule de l'estomac est généralement assez épaisse et poreuse. Les pores, parfois très développés, divisent la cuticule en petits bâtonnets qui rappellent absolument l'apparence des cils des épithéliums vibratiles ».

Léger et Dubosq (1902) trouvent dans l'épithélium de *Blaps* (Ténébrionide) l'alternance habituelle de bouquets de cellules mûres dégénérées à brosse effilochée et de cellules saines dont la brosse se compose de cils raides, denses et fins et se trouve limitée à sa base par une membrane épaisse. Cette dernière peut être muée : il y a alors flétrissement des cils « pendant que la membrane en s'étirant semble reformer d'autres cils aux dépens des racines ciliaires », et le produit de la mue paraît constituer la membrane péritrophique.

Il n'est pas besoin de faire remarquer combien cette hypothèse relative à un Coléoptère est voisine de celle que nous proposons nous-mêmes dans la plupart des groupes, mais spécialement chez les Locustides.

Nous donnons en outre (fig. 34), la microphotographie d'une coupe transversale menée dans l'intestin moyen de *Blaps mortisaga* L.; le bol intestinal qui occupe la plage centrale de la coupe, renferme des corps durs variés; il est inclus dans une enveloppe feuilletée composée d'une vingtaine de membranes concentriques. L'épithélium étant en pleine activité sécrétoire, aucune relation ne peut être observée entre ses cellules et la dernière péritrophique délaminée, qui se trouve partout complètement libérée.

Nous mentionnerons également nos observations sur la larve d'*Eccoptogaster Scolytus* Ratz. appartenant à la famille voisine des Rhynchophores. L'intestin renferme un boyau cylindrique indépendant rempli d'une substance de couleur rouge. Sur les coupes, le passage de l'œsophage à l'intestin moyen est large-

Fig. 34
Blaps lethifera. — Manchon péritrophique complexe (*pp.*) entourant le bol alimentaire (× 125).

ment ouvert ; un repli valvulaire existe néanmoins ainsi que le sillon antérieur. L'épithélium possède une fine bordure continue, *parfois à deux étages* superposés, auquel cas la bordure supérieure est en voie de disparition. Le tube péritrophique, dont on reconnaît déjà l'existence à la dissection, n'est apparent que dans la région pylorique, là où il acquiert, chez tous les Coléoptères que nous avons étudiés, le maximum de puissance.

Signalons en passant que c'est chez la larve d'*Eccoptogaster* que nous avons pu nous rendre compte du rôle de la région

postpylorique toujours vide à laquelle nous avons réservé le nom de *jejunum;* les parois de cette région sont fortement musculeuses et se contractent énergiquement dès que les particules alimentaires arrivent au contact de sa partie antérieure. C'est à proprement parler un organe propulseur destiné à assurer la circulation des résidus de la digestion et en même temps leur compression dans l'intestin terminal.

Parmi les LAMELLICORNES, certains types essentiellement phytophages peuvent être nettement opposés aux Adéphages carnassiers.

Dès 1889, MINGAZZINI notait chez les Lamellicornes phytophages la présence, dans l'intestin moyen, d'une enveloppe trophique muqueuse: « Tutto il materiale contenuto nel mesenteron è *intieramente* avvolto da tale sostanza (muco), si che anche aprendo il mesenteron si trova conformato a cilindro serbando la forma del lume interno di quest'organo, cilindro que resiste anche un poco all'azione dissolvente dell'acqua ».

WERNER (1926) se borne à signaler dans l'intestin de la larve de *Potosia cuprea* une membrane à laquelle il donne le nom de péritrophique.

Chez *Popillia japonica* Newm., Scarabéide phytophage, SWINGLE (1930) trouve une valvule œsophagienne dépourvue de musculaire, mais entourée d'un véritable collier de cellules épithéliales qui sécrètent la membrane péritrophique, anhiste, protectrice. « It is probable that *the entire* membran is secreted by the ring of cells, for it clings tightly to the food within ». La sécrétion aurait lieu lors du passage des aliments par l'orifice valvulaire, et la membrane serait entraînée mécaniquement dans l'intestin moyen. Malheureusement, S. ne nous renseigne pas sur la destinée de cette membrane et reste muet sur la part que peut prendre éventuellement l'épithélium intestinal tout entier à sa formation.

Nous essaierons d'apporter quelque précision à cette question en exposant nos recherches sur le Hanneton (larve et imago).

a) Larve de *Melolontha vulgaris* Fabr. — Nous ne pouvons, en raison de sa complexité, surtout dans la partie antérieure, donner ici, sans sortir du sujet, une description de l'intestin

moyen du Ver blanc. Nous nous bornerons à étudier les coupes longitudinales menées dans la région proventriculaire.

L'œsophage, pourvu d'une épaisse intima, pénètre dans l'intestin moyen en formant une valvule très nette, peu allongée cependant, en collerette évasée visible déjà sur le frais. Le feuillet réfléchi est légèrement plissé et supporte une cuticule qui s'amincit progressivement pour disparaître vers le milieu de sa longueur. Là débute un épithélium plissé, d'abord mince, mais qui ne tarde pas à prendre de l'épaisseur et à se réfléchir pour constituer la paroi de l'intestin moyen. Les premières cellules de cet épithélium, qui sont en pleine activité, ne nous montrent pas de bordure en brosse; par contre, les suivantes, comme d'ailleurs celles du mésenteron tout entier, sont garnies d'une bordure extrêmement fine.

Il est possible, sur le frais, de distinguer une enveloppe trophique épaisse, d'aspect muqueux, de consistance molle, et qui s'insère en avant à la base de la valvule. Sur les préparations, on ne peut suivre cette enveloppe avec la même certitude; cependant, elle semble bien être en rapport avec les cellules sécrétrices dont il a été question plus haut; elle conserve l'empreinte de ces cellules, ce qui porte à croire qu'elle en dérive directement, tandis qu'elle ne possède avec l'œsophage réfléchi que des rapports de contiguité. Cette membrane résiste à l'action de la potasse 50 %, à froid et même à l'ébullition pendant quelques minutes ; à la température de 55° pendant 24 heures. Par contre, elle est détruite à peu près instantanément par SO^4H^2 à froid, plus rapidement par HCl à 22° Bé à froid.

Imago de *Melolontha* (*M. vulgaris* Fabr., *M. hippocastani* Fabr.). — De nombreuses dissections dans l'eau physiologique, suivies de dissociations aux aiguilles sous la loupe binoculaire, ont été réalisées durant trois saisons consécutives.

On ne peut encore mieux faire, à l'époque actuelle, pour avoir une idée de l'organisation digestive du Hanneton, que de se reporter aux magnifiques illustrations de Strauss-Durckheim (1828), à la condition de rectifier certaines appellations devenues impropres et de reprendre l'étude des tubes de Malpighi, très difficiles à débrouiller. Dans leur Monographie du Hanneton,

Vogt et Jung (1894) n'ont donné, en effet, qu'une figure médiocre du tube digestif.

Etude sur le frais. — Il existe un intestin antérieur relativement court, qui débute par le pharynx de Strauss-Durckheim, musculeux et terminé par une faible dilatation piriforme (jabot de Vogt et Jung). L'intestin moyen (ventricule chylifique de Dufour, jabot succenturié de Strauss) supporte extérieurement les tubes de Malpighi antérieurs (tubes empennés de Leydig) et se termine par une sorte d'ampoule à symétrie bilatérale d'où partent ces tubes. De là, on passe dans l'intestin postérieur qui débute par la dilatation, restée jusqu'ici mystérieuse, que Strauss appelait le gésier et Dufour le colon. Un rectum dilaté termine l'appareil digestif.

On voit, par transparence, que le mésenteron renferme un tube libre et uniformément calibré, rempli, suivant la région examinée ou l'état de la digestion, de parenchyme vert ou d'un liquide brunâtre. La dissection nous apprend que les aliments sont effectivement inclus dans un boyau cylindrique qui peut être suivi jusqu'à l'extrémité postérieure du tube digestif. Si l'on ouvre l'ampoule rectale, on remarque que le tube s'y trouve pelotonné. Les déjections, solides, du Hanneton sont enrobées dans ce boyau plus ou moins desséché, mais qui reprend son aspect primitif lorsqu'on le porte dans une goutte d'eau. On obtient ainsi des fragments de plusieurs centimètres de longueur.

La péritrophique du Hanneton est simple, anhiste, mince et homogène; elle résiste à la traction, ne se dissout dans la potasse ni à froid, ni à ébullition ; mais, traitée par $SO^4 H^2$, elle disparaît rapidement sans résidu.

Le boyau alimentaire est donc continuellement en voie d'élimination; on doit admettre qu'il est en même temps régénéré, avec une vitesse supérieure à celle de la défécation. Le fait qu'il se poursuive rigoureusement calibré à l'intérieur de l'intestin moyen dont le diamètre est, au contraire, variable, tend à faire admettre *a priori* qu'il n'est pas exclusivement sécrété par les cellules épithéliales de ce dernier, et que *ses dimensions transversales sont acquises dès le début du mésenteron.* Toutefois, l'apport d'un vernis, ou de membranelles apparaît comme certain; il doit

même être considérable, puisque la péritrophique, à peine décelable dans la région cardiaque, prend une épaisseur croissante jusqu'au niveau de l'ampoule pylorique.

L'étude histologique vient confirmer ces données. Sur les coupes longitudinales de la région du cardia, on trouve un jabot dont l'intima est dépourvue d'ornements. Ce jabot passe dans le mésenteron par un canal étroit dont la lumière est en partie comblée par quatre replis de l'intima disposés en croix et qui viennent converger sur son axe. Il n'existe qu'une valvule rudimentaire. A ce niveau, la cuticule diminue graduellement d'épaisseur et se prolonge sous forme d'une ligne plissée à la surface des cellules du feuillet réfléchi jusqu'au sillon antérieur. L'intestin moyen possède un épithélium simple très élevé; le protoplasme des cellules est dense, surtout dans la région médiane qui entoure le noyau. L'accumulation de substance basophile dans la partie distale de la cellule est l'indice probable d'une activité sécrétrice intense de la part de cette dernière.

Les parois du mésenteron sont plissées transversalement dans sa région du cardia ; la bordure de cette zone est élevée d'environ 10 μ. Le passage de l'épithélium stomodéal à celui de l'estomac a lieu au fond d'un repli circulaire plus fin que les autres. Les cellules de l'un et l'autre compartiment ne diffèrent pas sensiblement entre elles par leur structure histologique; mais la présence d'une intima ou d'une bordure permet de les distinguer. Dans toute cette région, la péritrophique ne nous est pas apparue sur les coupes. Le contenu du jabot se déverse largement dans le mésenteron; la faible valvule œsophagienne agit peut-être à la manière d'un sphincter ? En tout cas, on ne peut parler ici de proventricule.

Une série de coupes pratiquées plus loin de la valvule montre un épithélium simple, non plissé, formé de cellules allongées, étroites (85 μ sur 12-15 μ), polyédriques, à protoplasme homogène non basophile. La bordure est fine (10 μ), parsemée de gouttelettes claires. Dans cette région, on distingue nettement une péritrophique d'aspect granuleux et qui donne parfois l'impression d'être légèrement striée comme si elle provenait d'un décollement pur et simple de la bordure épithéliale. Cette idée a été soutenue relativement à d'autres Insectes; elle ne résiste

cependant pas à l'observation. L'espace péritrophique est rempli d'un coagulum finement granuleux, homogène et ne renferme jamais de particules solides tandis que l'espace trophique est bourré de parenchyme vert. L'intestin moyen se termine par une constriction comparable à la constriction œsophagienne, avec réapparition de l'intima (proctodéale). La péritrophique traverse l'ampoule malpighienne et gagne l'ampoule rectale dans laquelle elle décrit des circonvolutions.

Il est extrêmement difficile de préciser la région de l'intestin moyen où le tube trophique commence à apparaître; mais le fait que l'espace péritrophique ne renferme jamais la moindre parcelle alimentaire brute semble prouver que le boyau doit être constitué dès la valvule œsophagienne. D'autre part, si l'on examine attentivement le premier repli annulaire mésentérique, séparé de la valvule par un sillon antérieur profond, on remarque que la bordure en brosse qui tapisse sa concavité est le siège d'une active délamination. De nombreuses membranes encombrent sa lumière et nous reportons volontiers l'origine de la péritrophique à ce bourrelet antérieur spécialisé qui, chez quelques types d'Insectes, atteint des dimensions considérables et qui, chez d'autres, est susceptible de se fragmenter en diverticules ou cæcums latéraux. L'accumulation d'anses péritrophiques dans l'ampoule rectale plaide, du reste, en faveur d'une production permanente dans la région antérieure.

Conclusion. — L'intestin moyen, chez les Adéphages carnassiers, renferme des fragments membraneux plus ou moins agglutinés en une enveloppe trophique. Celle-ci, peu ou pas reconnaissable dans la région cardiaque, est, par contre, très épaisse dans la région pylorique où s'accumulent également les aliments; en même temps, la délamination à partir de l'épithélium semble plus active dans cette région. Nous avons reconnu la coexistence de deux bordures chez la Cicindèle et observé un manchon péritrophique indiscutable chez le Dytique.

Les Lamellicornes phytophages (*Melolontha*) possèdent, à l'état de larve et à l'état d'imago, une membrane péritrophique très nette, sauf dans la région tout à fait antérieure où ses relations n'ont pu être précisées. Cependant, le premier repli annu-

laire de l'intestin moyen semble spécialement adapté à la production d'une membrane. De plus, le comportement même de la péritrophique nous oblige d'admettre : 1) qu'elle se rattache sans hiatus à ce repli ; 2) que ses dimensions diamétriques lui sont imposées à ce niveau ; 3) qu'elle reçoit sur tout le parcours de l'intestin moyen l'apport d'un vernis. Le tube ainsi constitué se moule sur le bol alimentaire dont il suit la progression. Finalement, il est évacué sous forme de membrane périfécale.

Nous avons constaté une délamination multiple chez le *Blaps* et la superposition de deux bordures chez la larve d'*Eccoptogaster*.

Le cas des Hydrophilides doit être considéré, selon nous, comme un cas particulier; nous avons reconnu l'exactitude des observations antérieures relativement à ce groupe: isolement de la basale à la suite de rénovations totales et périodiques de l'épithélium intestinal. Nous avons constaté, dans les périodes d'état de l'épithélium, une faible délamination membraneuse conforme au schéma habituel; mais, dans ces conditions si particulières, la formation d'un tube péritrophique proprement dit ne peut être envisagée.

CHAPITRE VII

HYMÉNOPTÈRES

La littérature concernant le tube digestif des Hyménoptères est considérable et, d'autre part, rares sont les auteurs qui n'ont pas consacré au moins quelques lignes à la description des sacs membraneux internes. Nous passerons rapidement en revue les différentes opinions que l'étude des péritrophiques a suggérées avant d'exposer nos propres recherches.

Apocrita. — Superfam. Ichneumonidae; *Braconidae*

De Parker (1931) reconnaît dès les premiers stades du développement (larve de *Macrocentrus*) la présence d'une fine membrane péritrophique (ainsi dénommée) qui renferme la nourriture non digérée. Il lui attribue une origine antérieure (cellules de Cuénot). Ayant pu l'observer et la disséquer à tous les stades, P. a remarqué qu'elle s'étend progressivement jusqu'à occuper la plus grande partie de l'estomac. Le mésenteron finit par être doublé intérieurement d'un sac fermé en arrière. L'auteur ne fait ainsi qu'appliquer aux Braconides une théorie proposée dès 1910 par Ch. Perez pour les larves des Hyménoptères en général et celles de *Polistes* en particulier, théorie qui sera exposée à sa place.

Chez les adultes, Seurat (1899) signale seulement, chez *Doryctes gallicus*, un massif sans structure de l'intestin moyen, massif qui n'est autre chose que « le dernier vestige de l'estomac larvaire » (le méconium observé par nous chez les Drosophiles). Il n'est pas question de péritrophique chez les larves des Hyménoptères entomophages.

Chalcidoïdea. — *Eurytomidae*

Docters Van Leeuwen (1908) rappelle qu'un entonnoir a été décrit chez *Lasius, Formica, Apis, Vespa* et aussi chez les Cynipides parmi les Hyménoptères; chez la larve d'*Isosoma,* c'est plutôt une membrane aplatie percée qui, parfois même, se dirige un peu en avant. Il ne semble pas y avoir de péritrophique.

L'étude d'*Harmolita* (*Isosoma*) adulte est reprise en 1926 par James, qui fait remarquer l'absence de la soi-disant membrane sécrétée, chez de nombreux Insectes, par le revêtement épithélial du mésenteron pour servir d'enveloppe au matériel alimentaire.

Proctotrypoïdea

Marchal (1905-06) constate que, chez l'embryon de *Platygaster ornatus* Kieffer, on remarque « un ou deux sacs cuticulaires emboîtés l'un dans l'autre; le plus grand ne paraît pas persister d'une façon constante tandis que le petit, de chitine jaune, persiste jusqu'à la fin de la période embryonnaire et constitue une sorte d'entonnoir ou de Trichter suspendu au stomodéum. »

Plus près de nous, Eastham (1929) rapporte que, chez *Phaenoserphus* les « œsophageal cells become piled up near the inner end of the valve so as nearly to obliterate the lumen at the point ». Ces cellules, qui montrent des signes de dégénérescence, sont libérées à l'intérieur de l'intestin moyen et se mêlent à la masse alimentaire. Elles sont probablement digestives et ne prennent pas part à la formation de la péritrophique, comme le croyait Richardson (1913). Une forte péritrophique existe dans l'intestin moyen, suspendue librement au point de jonction du stomodéum et du mésenteron. « This point is probably the place where the peritrophic membran originates ».

Formicoïdea

Chez les larves des Fourmis, le mésenteron se termine en cæcum, ainsi que chez les larves des Abeilles (Ganin, 1876). Il est occupé presque totalement par un « Cyste » formé de nombreuses capsules concentriques — jusqu'à une dizaine — entourant un corps noirâtre. Cette formation, d'abord en relation avec

le proventricule, est éliminée par l'anus dès que la communication s'est établie avec l'intestin postérieur. Il faut voir dans ce déchet le vitellus de reliquat auquel les cellules épithéliales du mésenteron ont sécrété une enveloppe à plusieurs feuillets.

De même KARAWAIEW (1898) figure une valvule classique homologue du proventricule des larves de Muscides, mais toutefois — l'auteur le fait remarquer — sans constriction postérieure. Il décrit, de plus, à l'intérieur de l'intestin moyen, deux formations muqueuses: le Cyste feuilleté de GANIN, dont l'épaisseur peut atteindre, chez les larves emmaillotées, celle de l'épithélium et dont les assises, irrégulières, ne s'appuient l'une sur l'autre que par leurs extrémités amincies. Ce Cyste ne semble pas dans la pensée de K. devoir provenir d'une sécrétion des cellules épithéliales. Tout autre est la seconde couche ou intima qui recouvre ces mêmes cellules, mais qui ne se soulève jamais sur les préparations.

Le repli œsophagien est également signalé par PEREZ (1903), ainsi que la masse ovoïde noirâtre qui occupe l'intestin moyen, où les déchets accumulés s'entourent de « cuticules successives que l'épithélium sécrète autour d'eux comme autant de membranes kystiques ».

Cependant, LOELE (1914) se refuse à admettre une origine antérieure des péritrophiques, car les cellules destinées à cette sécrétion ne se différencient en rien des cellules banales de l'épithélium. Sans doute, chez les Abeilles et les Bourdons, le bourrelet antérieur est-il remarquable par l'épaisseur et la haute colorabilité de son cytoplasme; mais comme, d'un autre côté, les cellules de ce bourrelet sont munies d'une bordure en brosse, L. ne peut se résoudre à les considérer comme sécrétant exclusivement la péritrophique. D'autre part, la multiplicité des membranes, qui souvent peuvent faire défaut dans la région proximale du mésenteron, ne s'explique guère à partir d'un anneau épithélial dont le calibre, du reste, est bien inférieur à celui du sac kystique (1).

---

(1) Les observations de L. sur la larve de *Camponotus* tendent à confirmer ce point de vue que, dans certains cas, les bordures exfoliées peuvent donner lieu à la formation du sac kystique, mais chez les larves exclusivement.

Il ne reste alors qu'une hypothèse, c'est que les péritrophiques soient le produit d'une réaction du bol alimentaire acide provenant du jabot sur la sécrétion alcaline de l'intestin moyen. Aussi L. parle-t-il de « Kunstgebilde » et de « membranartige Bildungen ».

Cette hypothèse n'est pas sans fondement; nous la retrouverons formulée également par SEMICHON sur un matériel analogue. Il faut bien avouer qu'on se trouve souvent embarrassé lorsqu'il s'agit d'affirmer la présence d'une membrane péritrophique et nous devons savoir gré aux rares auteurs qui ont laissé percer leurs scrupules. Grâce à cette réserve, de graves erreurs ont pu être évitées, et c'est pour cette raison que nous nous sommes nous-même imposé, dans la mesure du possible, de *voir* les membranes sur le frais avant de les étudier sur coupes.

Comme la plupart des observateurs par lui cités, LOELE n'a trouvé de péritrophiques que dans les cas où l'intestin était rempli d'une nourriture solide ; aussi fait-elle défaut chez l'imago de *Camponotus,* comme chez *Formica,* chez *Chrysis* et les Sphégides dont la nourriture est liquide. Cependant chez les Ichneumonides, pollinivores, et les Tenthrédinides étudiés, dont l'intestin renfermait des matières dures, la membrane était peu développée et l'auteur pense qu'il pourrait s'agir d'un artefact. En fin de compte, la péritrophique de LOELE, quand elle existe réellement, prend naissance — chez les Hyménoptères en général — aux dépens de l'intestin moyen tout entier et non pas seulement aux dépens d'un anneau antérieur. Chez la larve de *Camponotus,* elle dériverait de bordures desquamées ; dans les autres cas (imago de *Camponotus*) il s'agit de formations pseudo-membraneuses de précipitation.

STRINDBERG (1915), étudiant les Hyménoptères à la lumière de l'embryologie, est parvenu à découvrir chez l'embryon des seules Fourmis, dans les derniers stades du développement embryonnaire, une sorte de couche homogène hyaline (glashelle) qui entoure la masse vitelline à la manière d'un sac et se rattache en avant à la valvule par une partie amincie. D'abord fortement pressée contre la paroi épithéliale, cette couche s'en détache en se plissant plus ou moins à la manière d'une péritrophique. Chez l'embryon, il peut exister deux membranes de ce genre, tandis

que chez la larve on en trouve un plus grand nombre, disposées en enveloppes concentriques. STRINDBERG leur refuse toute origine antérieure et adopte sans réserves les vues de PLATEAU; il s'agit, pour lui, d'une simple formation cuticulaire.

FOREL (1921), que nous n'avons pas manqué de consulter, se borne à constater que le mésenteron est dépourvu de cuticule interne.

Cette revue consacrée aux Formicides nous suggère quelques observations générales: tout d'abord, s'il est parfois justifié de faire, à la lecture des préparations, des réserves sur l'existence d'une péritrophique, il est par contre imprudent d'affirmer qu'une membrane fait défaut parce qu'on ne l'a pas vue. En ce cas, c'est encore l'examen sur le frais qui doit trancher la question. De plus, qu'il s'agisse d'un examen sur le frais ou d'une lecture histologique, les membranes d'enveloppe sont certainement, pour des raisons de réfringence ou de coloration, plus difficiles à discerner dans un intestin rempli de liquide que lorsqu'elles sont déposées à la surface d'un contenu plus ou moins consistant. Enfin, l'étroitesse d'une matrice antérieure n'est pas incompatible avec la présence d'un tube péritrophique de plus fort calibre, car il faut tenir compte de l'élasticité relative de certaines membranes.

VESPOÏDEA

La multiplicité des feuillets péritrophiques chez les larves des Guêpes et des Frelons n'a pas échappé à GRUBE (1849). Les auteurs, toutefois, n'étaient pas d'accord à cette époque sur le nombre de ces feuillets: des 5 couches décrites par SUCKOW dans la paroi stomacale, les 3 intérieures forment le sac interne, l' « inwendigen Rock » de SWAMMERDAM. Mais RAMDOHR (1811) n'en comptait que 4. Pour GRUBE, les feuillets, au nombre de 5, 6 ou 7, sont rigoureusement anhistes. Le plus interne toutefois, celui qui limite de plus près la couche cellulaire (Zellenschicht), possède un quadrillage déjà cité par SWAMMERDAM, et qui consisterait en un réseau de canalicules, remplis d'un liquide rougeâtre et se coupant à angle droit. Cette opinion ne paraît guère recevable, bien que l'auteur prétende s'être assuré qu'il s'agit en réalité de canaux fermés (*Vespa vulgaris, V. crabro*).

Anglas (1901) pense que la péritrophique est le résultat d'un décollement de la cuticule qui s'accroît constamment à la surface des cellules de l'intestin moyen et se trouve muée partiellement de temps à autre. « De ce fait, des sortes de feuillets chitineux s'isolent par délamination, plus ou moins concentriquement et constituent le sac qui contient les aliments ingérés par la larve (sac noir). »

C'est en vain qu'on chercherait dans les figures d'Anglas une bordure en brosse; péritrophique et plateau semblent se confondre dans son esprit.

A la suite de Grube, Rengel (1903) considère le sac interne comme formé de 5 à 7 couches épithéliales (Epitheliallagen) qui ne sont autre chose que les pellicules chitineuses tendres détachées des cellules. Si le terme de péritrophique n'est pas prononcé, l'auteur prend cependant position, d'une manière indirecte, dans le débat sur l'origine de cette membrane. Il fait remarquer que de telles formations existent dans l'intestin de tous les Insectes. La théorie du Trichter est ensuite rejetée comme un essai malheureux. Il est plus vraisemblable que, pendant les phases de repos, les cellules épithéliales se recouvrent d'une mince membrane, véritable intima que la sécrétion suivante soulève et libère dans la lumière intestinale. Cette observation est étendue par R. à l'ensemble des Insectes ; la membrane est parfois extrêmement mince; parfois, au contraire, elle est remarquable par sa consistance et sa persistance (*Hydrophilus*, larve de *Vespa*). Chez les Guêpes, les feuillets internes se trouvent plus ou moins déchirés au cours des repas, tandis que les plus externes persistent. Une figure très claire vient illustrer cette théorie du soulèvement. (pl. XX, fig. 6).

Ch. Perez (1910 a) pousse plus loin la description des membranes intestinales. Il constate que l'intestin moyen des larves d'Hyménoptères — celle de *Polistes* constitue un matériel de choix — est clos en arrière et bourré de sacs emboîtés dont la substance est plus ou moins analogue à la chitine et qu'il nomme péritrophiques. Chacune des membranes est composée de deux feuillets : du côté interne existe une couche chromatique due à la sécrétion des premières cellules de l'intestin qui font suite à la valvule œsophagienne. « Ces cellules ont la forme de goutte-

lettes allongées pendantes vers la cavité du proventricule et les couches successives se détachent de leur surface bombée. » (1) Quant à la couche externe, épaisse, grenue et plus homogène, elle provient seulement de la sécrétion éosinophile des cellules épithéliales qui, de cette façon, contribuent au renforcement des membranes dites péritrophiques. Nous insisterons sur cette opinion de Perez qui a l'avantage de concilier les faits d'observation avec les théories les plus vraisemblables proposées au sujet de l'origine de la péritrophique. Par le fait même qu'il lui reconnaît une dualité de structure, Perez assigne à la membrane une origine mixte: à une sorte de stroma élaboré par les cellules de Cuénot, se superpose un vernis sécrété par les cellules du reste de l'épithélium. Les Diptères nous montreront fréquemment des exemples analogues.

Il est surprenant que Strindberg (1915) étudiant en détail le développement du proventricule chez la larve de *Vespa,* n'ait fait aucune allusion à la péritrophique.

Apoïdea

Les Abeilles ont été l'objet de recherches plus approfondies. Dès 1883, il semble bien que ce soit une péritrophique que représente Schiemenz, sous le nom de Zwischenmembran, dans le proventricule d'*Apis mellifica.* Cette membrane protectrice est fine et chiffonnée. Chez l'imago, S. n'a pu déceler son origine; chez la larve, où elle existe toujours, elle présente une structure « polyédrique » calquée sur le champ cellulaire. Anglas (1901) retrouve chez la larve d'*Apis* les membranes cuticulaires déjà décrites chez *Vespa;* mais ici, la chitine s'accumule sur une plus grande épaisseur, plus homogène et sans clivage. Il n'y a pas de sac noir. Ce n'est pas sans raison que Semichon reprochera à Anglas de n'avoir pas tenté sur cette prétendue chitine au moins l'épreuve de la potasse.

Nous signalerons au passage, ne fût-ce qu'en raison de leur inconcevable originalité, les idées d'Abonyi (1903) sur la péritrophique toujours présente dans l'intestin de l'Abeille et qui pren-

(1) Cette théorie, on l'a vu, a été appliquée récemment par De Parker aux larves des Braconides.

drait naissance aux dépens du liquide sirupeux sécrété par la région glandulaire du bouchon (valvule). La nourriture, pénétrant dans le mésenteron, la refoulerait ensuite devant elle comme un sac clos dont la paroi ne deviendrait d'ailleurs membraneuse que sous l'action des sucs digestifs.

On doit s'attarder plus longuement sur les recherches de SEMICHON (1906). Chez les larves des Mellifères, on constate toujours l'existence d'une membrane trophique dont les cellules-mères, dépourvues de brosse, forment un anneau saillant autour de la valvule. Sur le vivant, on voit que péritrophique et bordure sont des formations indépendantes. Fraîche, la membrane est d'aspect gélatineux mais tenace, plus résistante du côté interne; elle est sans doute chitineuse. Extérieurement, elle reçoit probablement un vernis de sécrétion. Très extensible, elle adhère a l'épithélium seulement au niveau des cellules-mères, et finalement se trouve évacuée par la partie postérieure. Aucun débris alimentaire ne se rencontre entre la membrane et le plateau.

Il n'est pas besoin de faire ressortir l'analogie qui existe entre cette interprétation et la théorie de PEREZ exposée plus haut relativement à *Polistes;* SEMICHON décrit, lui aussi, une péritrophique à deux structures d'origine différente.

Chez l'imago, il existe également une membrane intestinale, déjà vue par BUGNION (1904) et qui résulte ici de l'accolement des cuticules exfoliées. Elle est très apparente lorsque l'intestin est bourré de pollen; peut-être même ne prend-elle consistance que sous l'influence de substances sécrétées par le pollen ? Ou bien alors s'agit-il d'un réflexe sécrétoire déterminé par le passage des grains ? La première de ces hypothèses n'est pas sans rappeler l'interprétation d'ABONYI et ne semble guère vraisemblable. Quant à l'idée de la sécrétion déclenchée mécaniquement par l'aliment lui-même, elle a tenté un certain nombre de chercheurs et nous la retrouverons plusieurs fois au cours de cette étude.

ZANDER (1911) dans son excellent ouvrage sur les Abeilles, constate que la sécrétion intestinale s'effectue par poussées de fréquence indéterminée; dans les intervalles, il y a réparation de la paroi: c'est alors que les cellules se recouvrent d'une « Chitintapete » qui finit par se libérer. Z. n'applique pas à ces membra-

nes le nom de péritrophiques. Par ailleurs, son collaborateur direct, METZER, ne les mentionne pas (1910). A la même époque, SNODGRASS (cité par IMMS) parle d'une « matrice de sécrétion » dans laquelle sont enlisées des cellules sécrétrices disjointes; cette masse entière se sépare de l'épithélium sous-jacent et se contracte autour de la nourriture qu'elle endigue à la manière d'une membrane.

Après une description pittoresque du sac alimentaire de l'Abeille, PETERSEN (1912) affirme que tout traumatisme dont l'épithélium de l'intestin moyen est le siège, développe et multiplie la formation des feuillets. Nous retrouvons donc encore ici, transportée cette fois presque sur le terrain expérimental, l'hypothèse du conditionnement des sécrétions péritrophiques par de simples actions mécaniques. Tous les feuillets s'appuient en avant sur la valvule œsophagienne et se relient à la paroi du mésenteron par un anneau antérieur périvalvulaire. De même qu'ABONYI et SEMICHON, PETERSEN croit que la péritrophique serait élaborée à l'état muqueux et qu'elle ne prendrait consistance qu'à la longue, en se déshydratant. Toutefois, comme il fait remarquer que la région antérieure des feuillets est relativement plus riche en eau, on peut s'étonner qu'il n'ait pas pensé à les considérer à ce niveau comme récemment formés, en d'autres termes, à leur assigner une origine périvalvulaire. Pour lui, les figures obtenues sur les coupes semblent au contraire traduire une activité de l'épithélium tout entier. Des fragments épithéliaux se trouvent intercalés entre les feuillets. Lorsque, de temps à autre, un feuillet se détache du bouton valvulaire,il se pelotonne à son extrémité antérieure, et la nourriture se trouve comprimée en avant de lui. D'où une sorte de stratification de cônes superposés. L'ensemble est évacué par l'intestin postérieur.

Nous reviendrons en temps et lieu sur l'opinion de PETERSEN concernant la nature chimique et le rôle de la membrane. Disons seulement qu'à l'encontre de ZANDER et de la plupart des autres observateurs, il ne la considère pas comme chitineuse, mais pense qu'elle serait en grande partie de nature albuminoïde.

Tel était, vers 1920, l'état de nos connaissances sur les péritrophiques des Apides. KŒHLER y ajoutait même une hypothèse

nouvelle en écrivant: « De mes observations sur les péritrophiques préparées en temps favorable, il semble résulter que les cellules épithéliales se détachent en couche fermée et entourent ainsi les masses muqueuses de la péritrophique ». Il voit, effectivement, des lames cellulaires alternant avec les feuillets élémentaires du sac interne. On peut se demander avec EVENIUS quelle fixation défectueuse a bien pu conduire KŒHLER à de pareilles erreurs d'interprétation.

Mais, de 1922 à 1925, nous assistons à une véritable éclosion de travaux importants plus spécialement concentrés sur les membranes digestives de l'Abeille et dont les auteurs s'efforcent de sortir enfin du domaine de l'hypothèse. Nous extrairons simplement l'essentiel des mémoires de PAWLOWSKY et ZARIN (1922), de TRAPPMANN (1923), de NELSON (1924) et enfin d'EVENIUS (1925).

Suivant PAWLOWSKY et ZARIN, l'épithélium du mésenteron est protégé, chez l'Abeille, par une bordure (hairy margin) recouverte elle-même d'une cuticule non chitineuse, et ces deux formations sont exfoliées simultanément, à plusieurs reprises, sous forme d'une membrane péritrophique. Cette manière de voir n'est sans doute que l'indice d'une grande incertitude, de même que le point d'interrogation qui accompagne les éléments figurés pl. II, fig. 16, sous la dénomination de « blood corpuscles », lesquels sont de toute évidence des grains de pollen.

TRAPPMANN reprend en détail l'étude anatomique de l'Abeille (1923 a) et décrit un entonnoir qui se prolonge assez loin dans la lumière de l'intestin moyen. C'est cet entonnoir chitineux, formé par l'intima de l'intestin antérieur, qui a été confondu avec la vraie péritrophique née de la bordure en brosse du compartiment moyen. TRAPPMANN, en effet, consacre un second mémoire (1923 b) à l'étude des péritrophiques vraies, liées à la fonction sécrétrice du mésenteron. La bordure (rhabdorium) que l'on observe au stade de repos n'est pas un organe propre, mais elle est due à la transformation de la zone protoplasmique supérieure de la cellule épithéliale, et les bâtonnets ne sont que des *organes cellulaires extra-cellulaires alloplasmiques à structure rayonnée.* La bordure est recouverte par une limitante (Grenzmembran) qui,

peu à peu, se trouve soulevée par l'accumulation des gouttelettes excrétées. Les bâtonnets du rhabdorium se rompent, ou au contraire se laissent distendre dans les limites de leur élasticité. La péritrophique emporte d'ailleurs fréquemment des fragments de cils, fait qui ne laisse aucun doute sur son origine. La régularité du rhabdorium se trouve ainsi fortement influencée, de même que l'évacuation normale des boules de sécrétion lui faisait déjà subir de sérieuses déformations temporaires allant jusqu'à la destruction. A la suite d'une délamination, il y a formation d'une nouvelle bordure aux dépens de la zone supérieure du protoplasme cellulaire, puis d'une nouvelle membrane qui se délaminera comme la précédente. L'unité péritrophique de TRAPPMANN est donc la *limitante du rhabdorium* (eine eigenartige, durch sekretorische Tätigkeit der Epithelzellen hervorgerufene Umbildung des Stäbchensaumes).

Il faut retenir que T. établit — pour la première fois chez l'Abeille — une séparation entre l'entonnoir et la péritrophique composée. Cette dernière se distinguerait suffisamment, pour lui, d'abord par son mode de soulèvement, ensuite par sa structure propre et enfin par de faibles différences dans l'affinité pour les colorants. Il deviendrait de plus en plus difficile, à partir de l'éclosion, de distinguer les deux formations.

Trichter et péritrophique, tels sont encore les éléments que NELSON décrit chez l'Abeille (1924). La membrane est, pour lui, un feuillet homogène, plus ou moins granuleux, de nature chimique indéterminée, qui est en contact intime avec l'épithélium, mais nettement séparé du bol alimentaire. Ce feuillet ne posséderait de structure laminée que dans la région antérieure. Il existe un anneau de cellules périvalvulaires étroites qui se distinguent en outre par l'absence d'un cytoplasme d'apparence striée. « It suggest that the cells of the anterior rim and those of the two or three adjacent rows are responsible for the secretion of the peritrophic membran. » Si l'on considère que la membrane peut être sécrétée à l'état fluide ou semi-fluide et qu'elle coule véritablement à la surface de l'épithélium, on explique aisément la forme en cæcum postérieur du sac alimentaire et l'on réfute en même temps l'objection soulevée à ce propos par STRINDBERG.

NELSON insiste, lui aussi, sur le fait que la membrane n'a rien

de commun avec l'entonnoir qui s'avance souvent assez loin à l'intérieur de l'intestin moyen.

Dans un mémoire où il rattache le problème des péritrophiques à celui de la délimitation des intestins antérieur et moyen, EVENIUS (1925) envisage la question en embryologiste. Chez une ouvrière de 15 jours, on ne trouve aucune communication entre ces deux compartiments; pas traces de bordure dans l'estomac, ni rien de comparable à la péritrophique qui, au dire de METZER doit tapisser l'intérieur du tractus intestinal tout entier. Au moment où l'entonnoir se forme par invagination, on commence à distinguer faiblement la bordure; la péritrophique apparaît tardivement, mais cependant avant l'édification définitive de la bordure en brosse; pour cette raison, E. tient pour certain que sa formation n'est la conséquence d'aucun processus de sécrétion de l'intestin moyen. Toutefois, ce ne sont là que des questions soulevées par un embryologiste en marge de son sujet.

Peut-on dire avec FISCHER (1925-26) qu'EVENIUS ait réellement introduit une donnée nouvelle dans le problème de l'origine de la péritrophique en montrant qu'au début cette formation se confond à peu près avec le revêtement chitineux du tuyau de l'entonnoir ? L'auteur a fait observer à la vérité que le revêtement chitineux externe de la valvule, plissé et isolé de l'épithélium, est entouré d'une série de pellicules superposées ayant tout à fait l'aspect de la future péritrophique et se dirigeant en arrière; mais n'ajoute-t-il pas qu'on peut les distinguer de ce revêtement et qu'elles semblent tirer leur origine des territoires cellulaires qui occupent le fond de la valvule ? Cette déclaration, faite d'ailleurs sous réserves, nous ramènerait bien plutôt aux vues de NELSON.

Nous mentionnerons pour terminer l'opinion émise plus récemment par LEUENBERGER (1929). Chez les Abeilles, écrit cet auteur, « ce sont des cellules remplies de sucs digestifs qui se détachent de la paroi intérieure de l'intestin. Il se forme, de ce fait, une sorte de couche gélatineuse appelée membrane péritrophique qui, par formations nouvelles et successives, tapisse l'intestin de couches concentriques qui enrobent les masses de pollen ».

Recherches personnelles. — Nous exposerons à présent les résultats des recherches que nous avons personnellement effectuées particulièrement sur les Aculéates.

I. — Apis mellifica

a) *A l'état larvaire.* — Nous avons examiné des larves à différents stades exactement déterminés par M. le Pasteur Klein, de Strasbourg, et provenant de son rucher d'Entzheim.

L'intestin des larves d'ouvrières de 2 jours et demi à 3 jours est un sac aux parois épaisses et translucides qui occupe la presque totalité de la longueur du corps. A la dissection, ce sac reste béant et l'on en peut extraire un boyau membraneux d'épaisseur variable, rigoureusement transparent, résistant à la traction. La paroi membraneuse de ce boyau ne semble pas feuilletée à première vue; cependant, l'action mécanique brutale des acides met en lumière la complexité de sa structure; la membrane se dissocie en effet avant de se dissoudre sans résidu. A ce stade de l'évolution larvaire, le boyau péritrophique ne renferme pas encore de pollen. En conséquence, à un plus fort grossissement, on peut voir par transparence une sorte de valvule œsophagienne courte et béante formée d'un tissu hyalin consistant, sur laquelle viennent s'appuyer les membranes intestinales. De plus, on distingue nettement une membrane isolée, extérieure au complexe ci-dessus, qui n'engaîne pas la valvule, mais se rapproche plutôt de la paroi intestinale et dont l'origine n'est pas directement perceptible.

En somme, nous reconnaissons chez les larves deux formations distinctes (fig. 35).

1) *Le sac membraneux interne* formé de membranes plus ou moins soudées entre elles et se moulant sur la valvule œsophagienne; ce sac occupe l'axe de l'intestin moyen; chez les larves plus âgées, on le trouve exclusivement rempli de pollen et il apparaît alors au travers du tégument de la larve, grâce à la transparence du vaisseau dorsal, comme une traînée colorée en jaune ou en rouge suivant l'espèce végétale qui a fourni le pollen (1).

2) *La membrane externe isolée* qui double, au contraire, l'épithélium.

Le manchon qui sépare ces deux formations membraneuses

(1) Il faut noter que chez la larve d'*Apis* le sac membraneux possède un aspect particulier dû à la réfringence du miel qu'il renferme.

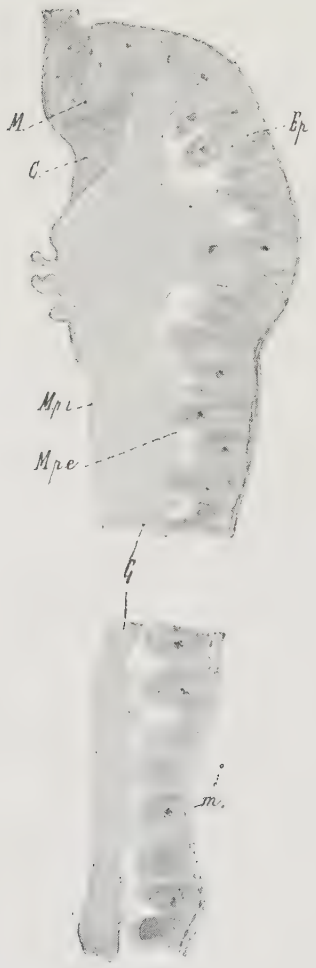

Fig. 35

Apis mellifica, larve de six jours. — Demi-coupe longitudinale de l'intestin moyen. — M, massif sécréteur périvalvulaire et ses coulées C ; M*pi*, péritrophique interne ; M*pe*, péritrophique externe ; G, manchon interpéritrophique ; E*p*, épithélium du mésenteron ; *m*, musculaire (× 120).

est rempli d'une sorte de gelée glaireuse transparente, plus ou moins colorée elle-même, qui correspond à l'ensemble des produits assimilables de la digestion.

Quelle est l'origine de ces deux formations, et comment peut-on expliquer leurs rapports de position ? Il convient de remar-

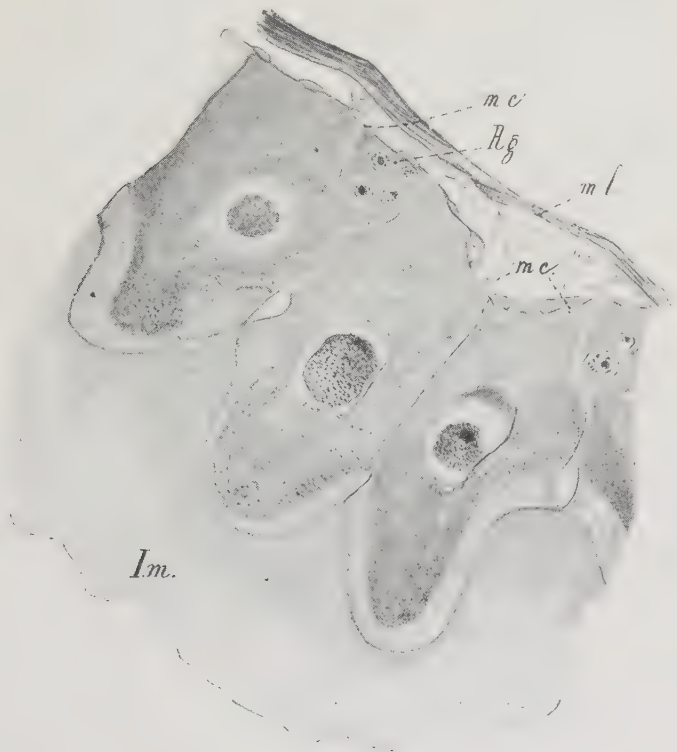

Fig. 36
Apis mellifica, larve de six jours. — Membrane péritrophique sur la bordure en brosse, avant la délamination. — *mc,* fibres musculaires circulaires; *ml,* fibres musculaires longitudinales; R*g,* îlot de régénération (× 540).

quer tout d'abord que les membranes internes ne peuvent être une production de la valvule; en effet, s'il en était ainsi, la plus interne de ces membranes serait en même temps la plus récente et de nombreux grains de pollen devraient, à chaque exfoliation, se trouver pincés entre les feuillets. Il est plus logique d'admettre que le processus ait lieu en direction centrifuge et que les diffé-

rentes membranes se détachent successivement de la paroi du mésenteron pour venir s'ajouter au boyau déjà formé. Cette hypothèse suggérée par le seul examen des larves sur le frais se trouve confirmée par l'étude histologique dont nous allons exposer les traits essentiels.

Deux péritrophiques sont, en effet, visibles sur les coupes longitudinales, l'une interne qui endigue le pollen dès que celui-ci commence à faire partie de l'alimentation de la larve, l'autre externe, séparée de la première par un manchon dont l'épaisseur diminue progressivement d'avant en arrière et qui est rempli d'une matière homogène, finement granuleuse, éosinophile. Quant à la membrane externe, elle est plus ou moins détachée de l'épithélium.

Le sac mésenterique étant terminé en cæcum à sa partie postérieure, nous n'en étudierons que la région œsophagienne.

L'épithélium banal de l'intestin moyen (fig. 36) est formé d'une couche de cellules polyédriques fortement bombées dans la lumière de l'intestin. Leur protoplasme est dense, grossièrement granuleux, et fortement hématéiphile. Le noyau, volumineux, peut atteindre un diamètre de 40 μ. Une bordure en brosse très régulière, haute d'environ 12 μ. A la partie antérieure où l'œsophage débouche dans le mésenteron, — car il ne saurait être question ici de proventricule — existe, chez les toutes jeunes larves, une valvule rudimentaire béante doublée sur ses deux faces par l'intima œsophagienne plus ou moins plissée. Tout autour de cette valvule se trouve un anneau circulaire très apparent, qui fait saillie dans l'intestin, véritable massif cellulaire dont les éléments ne sont que des cellules épithéliales différenciées, à bordure en brosse plus ou moins apparente. C'est à ce massif circulaire que se rattache la péritrophique interne (fig. 37). L'aspect des cellules ne diffère sans doute pas essentiellement de celui des cellules banales; cependant, leur plus grand allongement semble en rapport avec une activité sécrétoire plus intense: on a l'impression de les voir *se déverser* dans la lumière intestinale. La sécrétion a lieu vraisemblablement par *poussées successives très rapprochées,* de sorte que la masse fluide — coagulée par les fixateurs — qui en émane est comme hachée de stries d'accroissement parallèles au bord libre de la cellule.

Chaque cellule (fig. 35, M. et aussi fig. 39) produit une *coulée* qui lui est propre et c'est la réunion de ces coulées convergentes qui constitue la péritrophique interne, membrane composée et

Fig. 37
Apis mellifica, larve de reine. — Sécrétion d'une péritrophique interne M*pi* à partir d'un massif périvalvulaire différencié M (× 540).

relativement épaisse. Chez les larves plus âgées, le massif générateur se substitue topographiquement à la valvule, cette dernière étant réduite à un repli insignifiant de l'œsophage.

En même temps, l'épithélium banal de l'intestin est le siège d'une délamination qui fournit la péritrophique externe. Cette

délamination semble d'autant plus abondante qu'on se rapproche davantage de l'anneau antérieur; là, on retrouve les stries parallèles au bord libre de la cellule, de sorte qu'il y aurait passage graduel entre l'épithélium normal du mésenteron et l'épithélium périvalvulaire différencié. Tout se passe comme s'il s'agissait

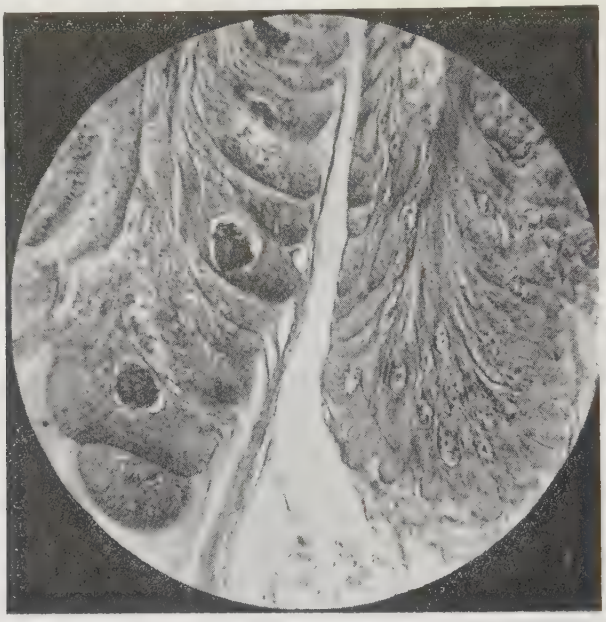

Fig. 38
Apis mellifica, larve de reine. — Massif sécréteur périvalvulaire. Péritrophique interne (× 320).

d'un système unique dont le maximum de spécialisation serait dévolu aux cellules les plus antérieures.

Nous avons cherché à nous rendre compte du mécanisme de délamination de la péritrophique externe. Avant tout, une remarque s'impose: quel que soit l'état de délamination de cette membrane, nous avons toujours observé la bordure en brosse *in situ:* jamais nous ne l'avons trouvée décollée du protoplasme sous-jacent ni entraînée par la péritrophique. Dans quelques cas, véritablement exceptionnels, nous avons pu suivre de fins tractus

reliant la bordure à la membrane et rappelant ainsi les filaments signalés par TRAPPMANN; mais nous les attribuons à des artifices histologiques; nous ne croyons pas à l'étirement des bâtonnets d'un rhabdorium plus ou moins élastique suivant les circonstances. D'autres fois, la bordure atteint une hauteur considérable et

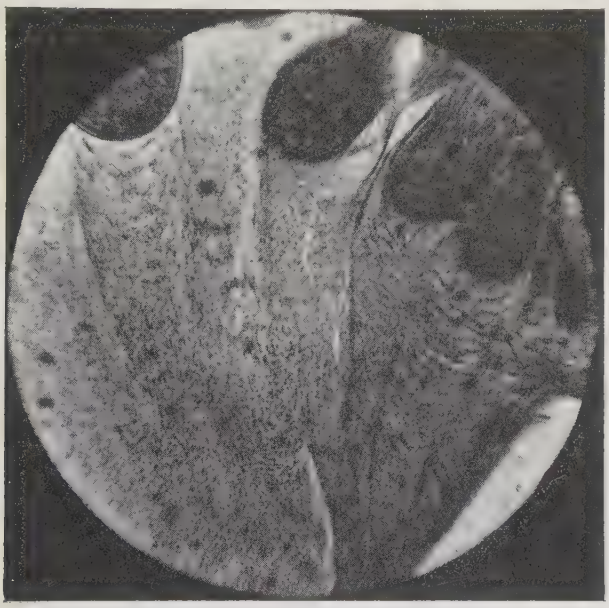

FIG. 39
Apis mellifica, larve. — Sécrétion en coulées à partir des cellules initiales de l'intestin moyen, donnant l'enveloppe péritrophique interne (× 400).

se présente en touffes qui surmontent le champ libre de la cellule, (fig. 40), disposition qui semble traduire l'abondance des sécrétions.

Ces réserves faites, nous trouvons la membrane primitivement étalée sur le plateau strié dont elle constitue en apparence la limitante externe. Sous la pression des liquides qui filtrent au travers de la brosse, elle ne tarde pas à se soulever; la séparation n'a pas lieu à la fois sur toute l'étendue de l'épithélium et nous pensons même que l'irrégularité de ce processus est loin de

fournir un argument contre son authenticité. Il se forme ainsi une membrane qui a, sur les coupes longitudinales, l'allure d'une ligne mixte dont quelques éléments rectilignes ou peu bombés adhèrent encore à la bordure tandis que d'autres segments décrivent des courbes fortement convexes dans la lumière intestinale. La confluence des poches marque le dernier stade de la délamination (fig. 35).

Fig. 40
Apis mellifica, larve. — Plateau strié et péritrophique externe (× 330)

C'est alors que la bordure se désagrège ainsi que nous l'avons observé déjà dans la plupart des cas, notamment chez les Orthoptères; elle se régénère en même temps, peut-être aux dépens de la zone cytoplasmique (ectoplasmique) sous-jacente. Mais nous n'avons pu déterminer chez la larve d'*Apis* le rapport entre le rythme de cette régénération et celui des délaminations, faute d'y avoir jamais observé de brosses superposées indiscutables.

Ainsi donc, le schéma de la délamination serait ici encore identique à celui que nous avons observé plusieurs fois déjà notamment chez *Phasgonura*; nous croyons cependant que, dans le cas actuel, si le principe du mécanisme reste invarié, sa réalisation ne va pas sans d'importantes modifications de degré. La sécrétion paraît à la fois plus fluide et plus abondante. Le protoplasme des cellules épithéliales, surtout dans la région périvalvulaire, semble, avons-nous dit, *couler* dans l'intestin moyen. En rapport avec la consistance de ce protoplasme, la bordure en brosse n'affecte pas comme précédemment l'allure de bâtonnets rigides sensiblement égaux et pressés les uns contre les autres ; elle est plus lâche et comme formée de l'ondulation de longs stéréocils disposés en touffes au sommet du bombement cellulaire. Cette disposition est, pour nous, en rapport avec l'intensité de la sécrétion et non avec un étirement mécanique des stéréocils. Les courbures de la membrane péritrophique externe confirment également cette manière de voir. Dans la région antérieure, la fréquence des poussées sécrétoires semble beaucoup plus considérable. Dans l'intervalle des membranes délaminées parallèlement au bord cellulaire, on retrouve, à l'intérieur de chaque coulée, de fines hachures représentant des bordures en voie de désagrégation. A ce niveau, le produit de la sécrétion semble, au moins en grande partie, destiné à la constitution d'une membrane complexe qui reste épaisse par suite de l'absence de proventricule. S'il en est ainsi, on peut dire des cellules périvalvulaires qu'elles sont adaptées à la sécrétion de la péritrophique interne.

Il arrive fréquemment que la jeune péritrophique porte sur sa face externe un relief polygonal de plis qui correspondent rigoureusement aux sillons intercellulaires de l'épithélium. Ainsi s'explique facilement l'aspect que présente cette membrane sur les coupes tangentielles, chaque polygone étant l'image de la face cellulaire dont il vient de se détacher. Telle est aussi, pensons-nous, la signification du quadrillage signalé par les auteurs (structure polyédrique de SCHIEMENZ) et peut être du réseau de SWAMMERDAM chez les larves des Guêpes.

Il est à prévoir que la membrane externe finira par se souder au complexe péripollinique, d'abord dans la région distale de l'intestin moyen, ensuite dans sa région proximale. Il faut

remarquer, en effet, que si, d'une part, la pression des sécrétions digestives tend à l'éloigner de l'épithélium, l'absorption progressive des produits élaborés crée en même temps un vide dans le manchon interpéritrophique et facilite ainsi le rapprochement des membranes.

Pour terminer cet exposé relatif à la larve d'*Apis*, nous ferons observer que le sac interne se forme en l'absence de valvule, de tout appareil de laminage et même de toute espèce de proventricule. Sans doute les attractions capillaires entre les différentes coulées du massif circulaire suffisent-elles pour déterminer la réalisation d'une enveloppe membraneuse. En tout cas, cette dernière conserve toujours une épaisseur considérable.

b) *Imago*. — Nous ne reviendrons pas sur l'anatomie de l'Abeille, si souvent décrite. Rappelons seulement que l'intestin moyen, relativement volumineux, possède de gros replis annulaires et que l'origine antérieure en est marquée par la présence d'une pièce complexe qui le relie au jabot; cette pièce débute à la partie postérieure du jabot par une sorte de bouton chitineux construit sur le type 4 (organe cruciforme de Bordas) et vient se terminer dans la lumière de l'intestin en forme de trompe molle. La trompe, qui a la valeur d'une valvule œsophagienne, est constituée par deux lames cellulaires adossées, l'une directe, l'autre réfléchie, au contact l'une de l'autre dans la région proximale, mais écartées dans la région distale où elles délimitent un espace annulaire interne que nous avons tout lieu de considérer comme un sinus sanguin. Une intima chitineuse molle et plissée double cet épithélium et prolonge en quelque sorte la trompe par un appendice chitineux tubulaire. Pour une longueur de la trompe égale à 0,11 mm., celle de l'appendice chitineux seul est de 0,4 mm. Le feuillet réfléchi, considérablement aminci, se poursuit, à la base de la valvule, par l'épithélium moyen. Il n'y a pas de proventricule.

Les cellules éphithéliales possèdent une bordure plus ou moins apparente. Le contenu intestinal, granuleux, parsemé de fragments membraneux, est entouré d'une sorte de gangue éosinophile qui se résout, surtout dans la région antérieure, en un assemblage de feuillets pressés les uns contre les autres et qui

dérivent de l'épithélium. On voit, en effet, se soulever, à partir des cellules épithéliales des festons membraneux étagés (fig. 41). Le décollement a lieu d'abord au fond des concavités de l'épithélium qui correspondent aux bourrelets transversaux et les membranes restent longtemps adhérentes aux parties convexes dans la lumière de l'intestin. Le nombre des feuillets constitués ainsi,

Fig. 41
Apis mellifica, imago. — Epithélium du mésenteron et péritrophique en festons étagés F (× 540).

sur un rythme sans doute très rapide, est considérable ; vers la région postérieure, la paroi du sac est plus ou moins désorganisée ; les membranes franchissent alors la valvule pylorique ; elles sont reprises et évacuées, semble-t-il, par l'intestin postérieur.

Nous n'avons jamais observé de membrane s'appuyant directement sur la face externe de la valvule œsophagienne. De même, la production des membranes est homogène sur toute l'étendue de l'épithélium sans qu'il y ait apparence de région périvalvulaire privilégiée.

II. — Vespa germanica, *imago*

Si l'on sectionne transversalement l'intestin moyen de *Vespa,* on voit s'échapper de sa lumière un tube axial de calibre faible et constant, relativement épais, entouré d'un manchon semi-transparent qui occupe presque tout le reste de la cavité intestinale. C'est la trompe (valvule œsophagienne) noyée dans le complexe des membranes péritrophiques concentriques. Comparable morphologiquement à celle de l'Abeille, la trompe de la Guêpe est cependant beaucoup plus allongée. Dans le cas de *V. germanica,* elle atteint une longueur de 5,8 mm. et occupe ainsi la majeure partie de l'étendue de l'intestin moyen.

Etudiée sur coupes longitudinales, la paroi de l'intestin se montre plus finement plissée que chez l'Abeille, formée d'un grand nombre de petites cellules régulières, polyédriques, à bordure homogène très apparente. En avant, on retrouve l'appareil de relation avec le jabot ; mais l'épithélium forme, à la base de la trompe, un repli accentué qui enserre étroitement la valvule Néanmoins, il n'existe pas à proprement parler de proventricule.

La structure de la trompe est celle que nous avons décrite chez l'Abeille. Elle est faiblement musculeuse, sauf dans sa région antérieure. Là, le feuillet réfléchi, après un épaississement marqué, diminue brusquement d'épaisseur avant de passer à l'épithélium moyen. Cette valvule allongée est animée de mouvements vermiculaires et joue vraisemblablement un rôle actif dans le brassage et la progression des aliments. Quant aux péritrophiques, elles résultent d'une simple délamination à partir de l'épithélium du mésenteron dont elles portent l'empreinte. La plupart des membranelles fraîchement délaminées montrent des séries de crénelures arrondies qui correspondent rigoureusement aux faces externes des cellules intestinales. Ces péritrophiques élémentaires sont nombreuses et comparables entre elles. Dans les cas favorables où il fut possible de les dénombrer, nous en avons relevé une quinzaine. Les bordures ne sont ni soulevées, ni entraînées à la suite de leurs limitantes. La région antérieure n'est pas spécialement adaptée à la sécrétion et, de même que chez

l'Abeille, le sac membraneux complexe ne semble pas engaîner la face externe de la trompe (1).

III. — Bombus lapidarius L., B. terrestris L., *à l'état d'imago*

Envisagée sur le frais, l'allure générale du tractus digestif ne s'écarte guère du schéma des Hyménoptères précédemment étudiés. Le mésenteron, plissé transversalement, est plus ou moins recourbé sur lui-même; mais sa région proximale, qui fait suite au jabot, est de plus faible calibre que le reste de l'intestin; de même, les plis de cette région sont plus serrés et la valvule œsophagienne apparaît par transparence sur toute la longueur de ce pseudo-proventricule qui occupe environ le 1/8 de la longueur totale de l'intestin moyen (fig. 42 C). A la dissection, on isole facilement la valvule, entourée exactement d'une membrane mince, la péritrophique, qui se poursuit sur toute la longueur du mésenteron. La valvule est ici un cylindre épais, allongé, à extrémité arrondie; elle est molle, remarquablement transparente et non mouillable (2). L'intima réfléchie est plissée et la péritrophique ne s'en distingue guère à première vue. Cependant, sous l'action des acides forts, cette dernière se dissout sans résidu après gonflement, tandis que l'intima chitineuse subit, comme d'ordinaire, une simple contraction, mais sans disparaître. Ce sont là deux substances de composition chimique différente. Plus loin dans l'intérieur de l'intestin, le boyau péritrophique se montre plus complexe et plus ou moins replié à l'intérieur d'une enveloppe muqueuse transparente, fragile, bourrée de gouttelettes réfringentes isodiamétriques.

L'examen histologique confirme ces données. Si l'on considère que les replis de la paroi sont formés de cellules à protoplasme dense, grossièrement granuleux, prenant fortement le violet d'hématéine, on aura l'impression qu'il s'agit là d'une

---

(1) *Chalicodoma muraria* F. se rapproche du type *Vespa*, d'après la disposition des plis initiaux de l'intestin moyen; seulement, la trompe est ici beaucoup plus courte et il existe une ébauche de cæcums ventriculaires.

(2) Le *Bombus* serait chez les Hyménoptères l'unique exemple de ce type. (Tosi, 1896).

sorte de proventricule. L'épithélium banal de l'intestin moyen porte par contre des plis irréguliers, espacés, et son protoplasme, plus finement granuleux, se colore seulement en rouge violacé. La bordure en brosse est apparente partout. Dans la partie proventriculaire, il arrive que la brosse soit particulièrement développée sur la convexité des plis contigus de sorte que les bordures,

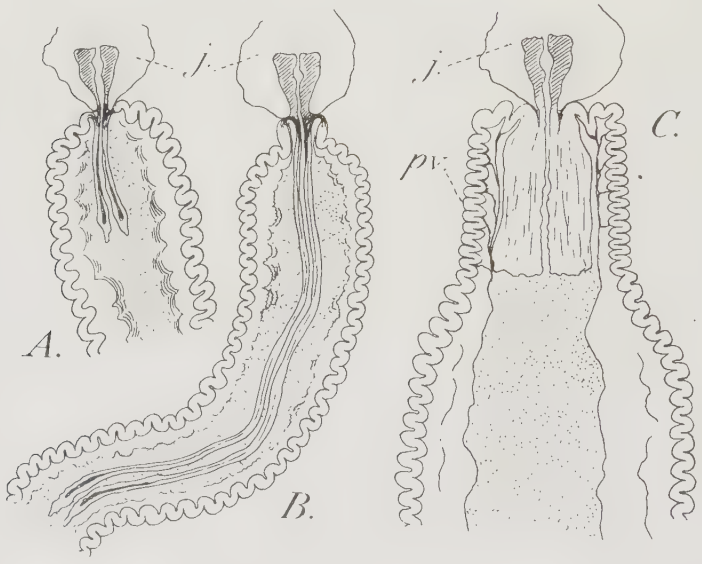

Fig. 42

Anatomie comparée de la portion antérieure du mésenteron chez *Apis mellifica* (A), *Vespa germanica* (B) et *Bombus terrestris* (C). — *pv*, pseudo-proventricule.

pour ainsi dire dans le prolongement l'une de l'autre, constituent comme une matrice de sécrétion presque ininterrompue. La valvule ne dépasse pas la limite distale du proventricule. Elle ne referme que quelques éléments musculaires à sa base.

En relation avec le proventricule, on voit sur les préparations une péritrophique qui coiffe intimement la valvule œsophagienne. Cette membrane résulte manifestement de la superposition d'un certain nombre de feuillets; mais elle n'a rien de comparable avec les éléments membraneux étagés que nous avons rencontrés

chez *Apis* ou chez *Vespa*. Elle est sécrétée sans aucun doute par les parois plissées du proventricule. Le premier de ces plis se trouve orienté parallèlement à l'axe de la valvule et fait suite au feuillet valvulaire réfléchi dont il est séparé par une profonde coupure (sillon antérieur); à ce niveau, les cellules épithéliales sont très nombreuses et de petite taille. Topographiquement, ce repli circulaire semble correspondre à l'anneau des cellules de Cuénot et au massif sécréteur que nous décrirons chez certains Diptères. L'intima réfléchie va s'insérer exactement au fond du

Fig. 43
Bombus lapidarius. — Coupe longitudinale à travers l'épithélium de la région antérieure de l'intestin moyen (× 130).

sillon antérieur; le bord interne du premier repli semble dépourvu de bordure et serait, en conséquence, inapte à la sécrétion d'une membrane péritrophique. Les coupes montrent clairement que tous les replis de l'épithélium proventriculaire produisent également des membranes dont la juxtaposition est favorisée, sans doute, par la pression qu'exerce la valvule sur la paroi. Il paraît certain qu'autour de la péritrophique issue de l'espace périvalvulaire existe, dans le reste de l'intestin moyen, une sorte d'étui constitué par des délaminations à partir de l'épithélium, suivant le processus déjà décrit chez les Hyménoptères. La péritrophique semble toutefois conserver son indépendance vis-à-vis des mem-

branes d'apport; on peut la suivre, ininterrompue et d'épaisseur uniforme, sur toute la longueur de l'intestin moyen: ce sont là deux systèmes nettement différents.

S'il était difficile sur le frais de séparer la péritrophique de l'intima valvulaire sans le secours des réactifs, cette distinction s'impose, au contraire, à la lecture des coupes, car la péritrophique se soulève ici encore en tant que limitante externe apparente des bordures en brosse. En définitive, nous considérons la péritrophique des *Bombus* comme une membrane composée, continue, sécrétée par l'épithélium externe d'un proventricule élémentaire et moulée dans une fente périvalvulaire très mince. (1).

Ichneumonidae

Nous avons soumis à une étude rapide les larves d'*Apanteles glomeratus* L. (Braconide) qui pullulent si fréquemment dans les Chenilles de *Pieris*. La structure de la région proximale de l'intestin moyen n'est pas sans rappeler celle qui a été décrite chez la larve de l'Abeille. Tout autour de la base d'une valvule relativement allongée, certaines cellules de la paroi intestinale sécrétent une coulée qui s'amincit progressivement pour constituer un tube péritrophique. Rappelons que chez ces larves entomophages de même que chez les larves d'Abeille, le mésenteron n'est pas en communication avec l'intestin postérieur.

D'autre part, une dissection d'*Ophion luteus* nous montre une trompe molle, non mouillable, fortement rétractile, entourée, comme chez les Vespides ou Apides adultes, d'une sorte de tube glaireux et s'étendant dans la lumière de l'intestin moyen.

Nous signalerons pour terminer les résultats négatifs de nos observations sur quelques types de Formicides. La valvule œsophagienne n'est ici qu'une sorte de bouton peu apparent dont le feuillet réfléchi se réduit à la seule intima. Les coupes montrent des lambeaux de délamination à la surface du bol alimentaire coagulé; mais il n'existe pas de membrane agrégée.

---

(1) Chez *Anthophora*, il existe une valvule du même type, mais beaucoup plus réduite; il n'y a aucune indication de proventricule et la péritrophique prend naissance de la même manière que chez *Apis* ou *Vespa*.

Conclusions. — Chez la larve de l'Abeille, les péritrophiques prennent naissance aux dépens des cellules de l'épithélium suivant le schéma décrit chez *Phasgonura;* cependant, la sécrétion de ces cellules semble ici plus fluide et plus abondante. En particulier, celles de la région valvulaire émettent, sur un rythme précipité, de véritables coulées qui sont l'origine de la *péritrophique interne,* composée et épaisse en raison de l'absence d'un proventricule. Insistons sur le fait que les cellules-mères de ce tube interne sont nettement périvalvulaires; en conséquence, on ne saurait assimiler le tube qu'elles engendrent à un entonnoir au sens de Schneider. Une *péritrophique externe* se détache du reste de l'épithélium et vient finalement s'accoler au sac interne. En réalité, les deux péritrophiques pourraient faire partie du même système; seulement, les cellules périvalvulaires auraient perdu toute fonction digestive pour s'adapter exclusivement à la sécrétion des membranes.

Chez l'Abeille adulte, on n'observe, au contraire, aucune adaptation de ce genre; la sécrétion a lieu d'une manière homogène dans toute l'étendue de l'intestin moyen, et le sac péritrophique se trouve constitué par des membranes élémentaires étagées dont le profil, sur les coupes, reste celui du bord libre des cellules qui leur ont donné naissance.

Chez la Guêpe cependant, le premier bourrelet intestinal prend une importance particulière.

Dans le cas, plus évolué, du *Bombus,* la paroi antérieure du mésenteron, fortement plissée, vient enserrer étroitement une valvule de structure particulière et constituer ainsi, à l'étranglement terminal près, une sorte de *proventricule.* La péritrophique est produite, dans ce cas, par l'ensemble des replis de la paroi proventriculaire; elle est reliée au premier de ces replis qui joue probablement un rôle plus actif dans son élaboration. Quant aux membranelles abandonnées par les cellules de l'épithélium non différencié, elles forment dans ce cas un tube extérieur à l'enveloppe péritrophique proventriculaire qui conserve longtemps son indépendance vis-à-vis de lui.

Enfin, nous avons montré que les Ichneumonides sont à rayer de la liste des Insectes dépourvus de péritrophique.

CHAPITRE VIII

DIPTÈRES

A) Orthorrhaphes

I. — Nématocères

Famille des Tipulidae

Les Tipulides formaient, avant les travaux de C. Pierre (1924) un groupe assez délaissé, même au point de vue systématique. Aussi n'avons-nous trouvé que peu de documents à leur sujet. Les auteurs qui ont étudié le tube digestif ne mentionnent généralement pas de membrane péritrophique. C'est le cas de Brown (1910), de Keilin (1912), de Bodenheimer également (1923), bien que sa coupe transversale de l'intestin moyen, chez *Tipula oleracea* (fig. 6), comporte une membrane dont l'interprétation comme péritrophique s'impose. Wardle (1926) ne fait pas, lui non plus, chez *Pedicia rivosa,* mention d'un boyau alimentaire. L'opinion de Miall (1893, larve de *Dicranota*), celle de Miall et Shelford (1897, larve de *Phalacrocera*) seront exposées en temps et lieu.

Nous passerons sucessivement en revue les sous-familles des Tipulides, celle des Tipulinae représentée par le g. *Tipula;* puis les Trichocerinae, les Cylindrotominae et les Limnobiinae composant ensemble le groupement des Limnobiides sur lequel nous possédons l'important mémoire de Könnemann (1924).

1) *Tipulinae.* — *a*) Larve de *Tipula* sp. — Sur le frais, on se trouve en présence d'un intestin moyen court, dont la partie antérieure renflée peut donner, au moins extérieurement, l'impression d'un proventricule pourvu à sa terminaison de quatre

gros cæcums. Cette poche renferme un liquide épais, d'un brun foncé, contenu dans une sorte de sac à demi-visqueux qui n'a pas la consistance d'une membrane et qui se déchire facilement. On distingue par transparence une valvule œsophagienne cylindroconique évasée, douée de mouvements de torsion autour de son axe (fig. 44) et munie à sa base d'un double bourrelet circulaire. Cette valvule est formée d'un tissu non mouillable et transparent. Elle n'est pas rigide et se trouve plus ou moins adossée à la paroi du mésenteron. Sa partie terminale se contracte très

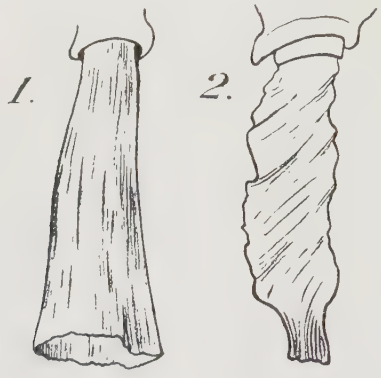

Fig. 44
Valvule œsophagienne de la larve de *Tipula* sp. — 1, à l'état de repos; 2, à l'état de torsion.

énergiquement à la manière d'un sphincter. La paroi du sac dont il a été question plus haut entoure à distance le feuillet réfléchi de la valvule.

Sur les coupes, on retrouve ce repli stomodéal allongé qui toutefois n'atteint pas la naissance des cæcums. Son feuillet direct est le prolongement, considérablement épaissi, de l'œsophage; il existe, de plus, une puissante assise musculaire. Le feuillet réfléchi est, au contraire, constitué par un épithélium mince recouvert d'une intima découpée, faible également et qui possède son maximum d'épaisseur à la jonction de l'intestin antérieur et de l'intestin moyen, au fond du cul-de-sac proventriculaire. L'épithélium du mésenteron possède un fort bourrelet

antérieur délimitant une sorte de cavité annulaire à parois très épaisses, mais dont les cellules sont à peine plus colorées que les autres. La valvule est molle ou plus exactement semi-rigide grâce à la présence de tissu clair, et n'occupe pas forcément l'axe du mésenteron.

Aucun étranglement ne vient délimiter en arrière cette région, que nous ne considérons pas comme un vrai proventricule. Il existe un sac membraneux fait d'une quantité innombrable de fragments accolés. Ces fragments proviennent, comme on peut s'en rendre compte en maints endroits, d'une délamination sur la brosse régulière mais peu élevée du mésenteron. Jamais la paroi externe du repli stomodéal ne se trouve en relation directe avec les lambeaux membraneux; elle ne peut être tenue pour responsable de la formation d'une péritrophique. D'ailleurs, les mouvements de torsion de la valvule ne semblent guère se prêter même au dépôt d'une membrane à sa surface.

b) Imago de *Tipula* sp. — *Etude sur le frais* (tube digestif extrait en totalité, avec deux glandes salivaires courtes et un jabot longuement pédiculé, entièrement vide) (fig. 45).

La région proximale de l'intestin moyen, légèrement arrondie et renflée, est hérissée de petits mamelons et porte à sa partie distale une couronne de quatre petits cæcums; à la suite de cette région, qui n'est pas à proprement parler un proventricule, l'intestin augmente de calibre, se plisse longitudinalement et l'on distingue par transparence les boucles d'un canal membraneux interne très ténu. A peine perceptible dans la région des cæcums, ce tube devient plus apparent au voisinage du pylore, où il est bourré de concrétions alimentaires noirâtres ; nous pouvons le suivre à travers l'ampoule contractile (jejunum) qui fait suite à l'insertion des tubes de Malpighi et nous le retrouvons à l'état fragmentaire dans l'intestin postérieur. La région antérieure, disséquée aux aiguilles, montre un rudiment de valvule œsophagienne, sorte de collerette fongiforme non mouillable.

L'examen des coupes ne fournit pas beaucoup plus de précisions; nous retrouvons, dans la région pylorique, recoupé plusieurs fois dans ses circonvolutions, une sorte de boyau spongieux qui peut correspondre à la partie du tube trophique visible sur le frais. Il existe une fine bordure en brosse.

Il est difficile, en somme, d'affirmer l'existence d'une membrane péritrophique définie, surtout dans la région antérieure où elle n'apparaît pas même sur les coupes.

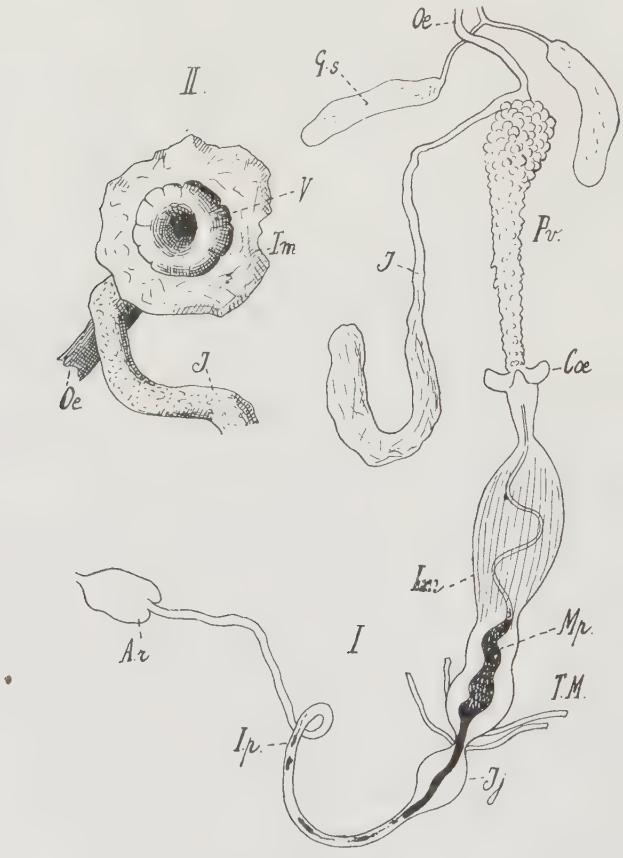

Fig. 45
Tube digestif de *Tipula* sp., imago
I. Croquis d'ensemble; *Jj*, jejunum; *Ar*, ampoule rectale.
II. Portion antérieure de l'intestin moyen ouverte, montrant la valvule V; J, canal du jabot.

II. — *Limnobiinae.* — La larve de *Pedicia rivosa,* que nous avons étudiée en premier lieu, possède un tube digestif droit; le jabot, aplati et transparent, pénètre par emboutissage dans l'in-

testin moyen arrondi et renflé circulairement à ce niveau, mais qui ne présente pas l'aspect d'un proventricule *s. str.* L'intima antérieure est épaisse et remarquablement plissée. Quant aux cellules du mésenteron, elles sont allongées perpendiculairement à l'axe, disposées parfois en bouquets et possédant chacune une touffe de cils raides dont l'ensemble constitue la brosse, épaisse de 5 μ. Dans chaque cellule, les vacuoles situées entre le noyau et la base sont nombreuses et de petite taille; entre le noyau et la bordure, au contraire, elles sont assez rares et volumineuses. Durant la période de sécrétion on ne distingue plus de bordure, mais de grosses gouttelettes qui font penser aux « protrusions » de Miall.

Il existe une valvule rudimentaire, en forme de bourrelet circulaire. Un profond sillon sépare l'épithélium antérieur, finement granuleux et de texture vacuolaire, recouvert d'une cuticule, de l'épithélium moyen dont le protoplasme est plus dense et plus intensément coloré à ce niveau et possède une bordure en brosse homogène.

Sur les coupes longitudinales, on découvre, dans la lumière du mésenteron, un amas spongieux limité par une membrane feuilletée qui peut passer pour la section d'un boyau péritrophique plus ou moins irrégulier. Il nous a été toutefois impossible de préciser les rapports entre ce sac et la région périvalvulaire de sorte que son insertion antérieure reste obscure, sinon problématique. Postérieurement, ce sac s'amincit, se désagrège peu à peu et franchit à cet état la valvule pylorique. Les Grégarines que l'on rencontre constamment dans l'intestin de *Pedicia* sont logées dans l'espace péritrophique; elles dépriment parfois la paroi du sac qui semble constitué uniquement par des fragments membraneux issus de l'épithélium, suivant le processus ordinaire. Cette formation n'a pas été signalée par Wardle (1926).

Könnemann (1924) rapporte l'anatomie de cette larve à celle de la larve de *Dicranota* qui sera étudiée plus loin; il la range parmi les larves carnassières à trompe nulle et à membrane rudimentaire. A la vérité, si nous ne reconnaissons pas chez la lave de *Pedicia* de proventricule vrai ni de péritrophique agrégée, nous pouvons affirmer la présence d'un sac membraneux en

relation avec l'épithélium, mais dont les rapports antérieurs n'ont pu être précisés.

Nous avons eu, d'ailleurs, l'occasion d'étudier nous-même quelques larves de *Dicranota*. L'œsophage allongé pénètre dans l'intestin moyen en délimitant un bourrelet circulaire. La lumière intestinale renferme une masse muqueuse sans parois propres, mais il n'y a pas de péritrophique, ainsi que l'avait déjà constaté KÖNNEMANN, après Miss PHILLIPS (MIALL et HAMMOND, 1900). Les Grégarines qui pullulent dans le tube digestif sont entraînées par le flux alimentaire alternativement de l'œsophage dans l'intestin et vice versa, fait qui concorde avec l'absence de toute espèce de valvule.

III. — *Cylindrotominae*. — L'anatomie de la larve de *Phalacrocera replicata* a été décrite par MIALL et SHELFORD (1897). Suivant ces auteurs, la péritrophique serait une production du mésenteron de même que chez la larve de *Dicranota* (MIALL, 1893). Toutefois, si l'on se reporte à ce dernier mémoire, on constate qu'aucune péritrophique vraie n'est en réalité signalée dans l'intestin moyen: il n'est question que de masses filamenteuses, formées apparemment par des sécrétions fluides coagulables, disposées en bandes minces ou assemblées en paquets contenant des fragments alimentaires. Ces éléments semblent partir des sinuosités de l'épithélium; toutefois, l'auteur n'est pas certain qu'il ne s'agisse pas plutôt d'une sécrétion des glandes salivaires. Il est inutile de revenir, après VIGNON (1896) et KÖNNEMANN sur l'invraisemblance de cette hypothèse. Chez *Phalacrocera*, MIALL et SHELFORD retrouvent des « protrusions » arrondies, gouttelettes au col étroit, qui se font jour au travers de la bordure et finissent par se libérer sous forme de masses sphériques. Ce sont ces sphères, granuleuses et facilement colorables, qui déposeraient à la surface du bol alimentaire une couche spéciale de texture fibreuse ou glaireuse, la péritrophique, que l'on retrouve dans une longue portion de l'intestin.

KÖNNEMANN décrit chez la même larve une trompe allongée fortement musculeuse; il considère la membrane comme un entonnoir prolongeant la valvule et sécrété par les cellules fortement réfringentes de cette dernière.

Recherches personnelles sur la larve de Phalacrocera sp. — A l'œsophage fait suite (fig. 46) un renflement surmonté d'une coupole à plusieurs sillons annulaires. On distingue par transpa-

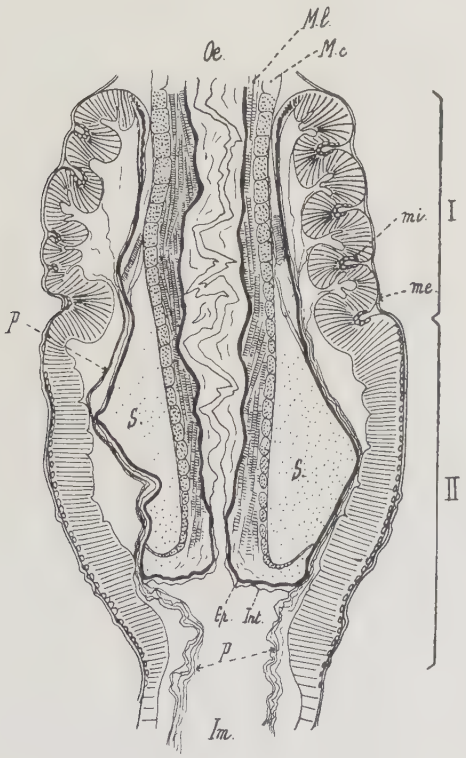

Fig. 46

Phalacrocera sp., larve. — Coupe longitudinale schématique du proventricule.
I. Région proximale plissée.
II. Région distale; M*l*, assise de fibres musculaires longitudinales; M*c*, fibres musculaires circulaires; E*p*, épithélium œsophagien et son intima *Int.*; P, membrane péritrophique; *me*, musculaire externe; *mi*, musculaire interne; S, sinus sanguin intravalvulaire.

rence une épaisse valvule intérieure animée de contractions énergiques. Les déjections de la larve sont emballées dans une membrane périfécale qui résiste à l'action des acides (SO^4H^2) aussi bien à chaud qu'à la température du laboratoire.

Le proventricule. — Chez la larve de *Phalacrocera,* nous avons affaire à un *proventricule typique;* le repli stomodéal est, en effet, étroitement engaîné par la paroi antérieure du mésenteron; de plus, une constriction marque la limite postérieure de l'organe tout entier. La valvule est fortement musculeuse; son feuillet direct comprend un mince épithélium doublé d'une intima dont les replis obstruent toute la lumière de l'œsophage; à l'extérieur, une forte assise de fibres musculaires longitudinales ou mieux obliques et un étui de fibres circulaires qui atteint l'extrémité de la valvule. Quant au feuillet réfléchi, il se réduit à un épithélium encore plus aminci et à son intima. L'épithélium prend progressivement quelque épaisseur à la base de la valvule, immédiatement avant le sillon antérieur. Dans la moitié distale du repli stomodéal, les feuillets n'entrent pas en contact, mais délimitent un vaste sinus sanguin circulaire qui élargit considérablement la valvule à ce niveau.

Or, le proventricule est lui-même formé de deux étages superposés (fig. 46, I et II): l'*étage supérieur* (ou proximal) a l'aspect d'une coupole et sa paroi externe comporte plusieurs replis circulaires importants remarqués déjà sur le frais; une fine bordure en brosse orne les cellules de cette région qui, par ailleurs, est elle-même douée d'une puissante musculature (bande de fibres longitudinales externes, anneaux internes de fibres circulaires). Tout autre est l'*étage inférieur* (ou distal) qui correspond à la partie sinusaire de la valvule dont la paroi n'est pas plissée.

Le sac péritrophique. — Un sac péritrophique finement plissé et rigoureusement vide d'aliments dans le cas actuel, occupe presque toute la lumière intestinale; on peut suivre facilement de quatre à six membranes constituantes et remonter ainsi jusqu'à l'intérieur du proventricule. Les membranes s'appuient fortement sur l'intima de la région sinusaire de la valvule et s'en détachent ensuite dans la chambre périvalvulaire antérieure pour venir se mettre en rapport, à différents niveaux, avec la bordure de la paroi plissée. Cette chambre est-elle exclusivement affectée à la production des membranes péritrophiques ? Nous sommes tenté de le croire, bien que la délamination apparaisse comme possible le long de la paroi intestinale tout entière. C'est, en tout cas, seulement au niveau des replis antérieurs que nous avons pu

constater des rapports directs entre les membranes et l'épithélium. On peut admettre que cette région constitue le foyer le plus actif — sinon le seul — de production de la péritrophique, tandis que le compartiment suivant, grâce au jeu des sinus, pourrait agir, dans ce cas particulier, à la manière d'une presse. Nous retrouverons à plusieurs reprises chez les Diptères une disposition analogue; mais nous faisons dès à présent quelques réserves sur cette destination des sinus suggérée par WIGGLESWORTH (1929-30); la fonction essentielle des sinus nous paraît tout autre et sera décrite à sa place.

Examen critique de la théorie de KÖNNEMANN (1924) *sur les rapports entre l'existence des membranes péritrophiques et le régime alimentaire chez les larves des Limnobiides.* — K. a réuni sous le nom de Limnobiides les Tipulides à l'exception des Tipulinae. Il considère comme un dogme — celui de DEEGENER et à sa suite de Max MÜLLER avec l'Ecole de Greifswald — l'existence de deux sortes de membranes alimentaires : 1° L'*entonnoir,* qui adhère à la trompe dont il représente le prolongement cylindrique et qu'il enserre étroitement à la façon d'un étui ou d'une housse (Ueberzug); 2° La *péritrophique,* libre au contraire dans l'espace périvalvulaire, une « Umhüllung des Darminhaltes die nicht als eine Fortsetzung des Rüssels erscheint ». Dans le premier cas, on ne constate jamais la moindre infiltration de nourriture entre l'entonnoir et la trompe (ex: *Phalacrocera*); dans le second, ces infiltrations ne sont pas rares (*Trichocera*).

Ce critérium conduit à ramener les Limnobiides à deux catégories: 1° Les *formes prédatrices* (intestin=23/55 % de la longueur totale du tube digestif). Ici, la trompe est rudimentaire ou nulle; l'intestin moyen reste court; la membrane trophique est rudimentaire ou fait défaut; 2° Les *formes végétariennes* (intestin=10/15 % seulement de l.); la trompe est allongée, l'intestin moyen également; il est facile de mettre en évidence une membrane trophique qui, suivant les cas, est un entonnoir ou une péritrophique vraie, ou encore une forme de passage.

Il reste toutefois impossible de savoir pourquoi la nature de la péritrophique est variable chez les végétariens.

La même incertitude règne encore sur la progression de l'aliment dans le tube digestif. K. admet que cette progression peut être déterminée soit par les contractions du mésenteron, lorsque ce dernier possède une forte musculature, soit par une compression antérieure des aliments, suivant un mécanisme décrit par M. Müller chez les larves de *Rhyphus* et de *Mycetobia*. C'est alors la valvule qui serait musculeuse, et *Phalacrocera* remplit cette condition. Comme les contractions répétées de la valvule compriment sans arrêt les matières alimentaires, il s'ensuit que l'intestin qui les reçoit et qui, par une sorte de balancement, est dépourvu de la musculature nécessaire à leur évacuation, n'est jamais vide, même après une période de jeûne.

Nous admettons difficilement que la progression d'un pareil cylindre de nourriture tassée puisse dépendre exclusivement d'une compression par l'avant, quelle que soit la puissance de cette dernière, surtout lorsque le tube trophique — et c'est le cas des larves végétariennes — est remarquablement long. Il faut, en effet, faire la part des résistances dues au frottement. Par ailleurs, il deviendrait singulièrement difficile de résoudre le cas de *Limnobia* sp., larve à péritrophique vraie, capable de former des entassements dans la région pylorique, et chez laquelle K. attribue la progression de l'aliment aux contractions péristaltiques d'un intestin moyen décrit comme faiblement musculeux. Le même auteur cite encore le cas de la larve de *Limnophila* sp. qui possède à la fois une trompe douée de contractions énergiques et une musculature intestinale puissante. Enfin, nous avons étudié nous-même la péritrophique de *Phalacrocera* sur une larve dont l'intestin, comme nous l'avons dit plus haut, était parfaitement vide.

Pour nous, les contractions plus ou moins énergiques de la valvule œsophagienne ont pour résultat immédiat de faire passer l'aliment dans l'intestin moyen, et la fonction de la valvule se ramène à une simple *déglutition;* mais nous ne croyons pas que la progression ultérieure du bol alimentaire soit possible dans ces conditions si les contractions du mésenteron, pour si faibles qu'elles soient, et même dans certains cas les contorsions de la larve ne viennent s'ajouter aux pulsations de la valvule. Il est probable, en outre, que le tube péritrophique, qui tend constam-

ment à être éliminé, qui s'accumule même chez *Limnobia,* entraîne avec lui les matières alimentaires qu'il renferme.

Suivant K., chez les larves végétariennes, les aliments ne séjournant pas dans l'intestin antérieur, il n'y aurait aucune élaboration chimique dans ce compartiment. Or, on peut admettre que dans cette région les aliments s'imprègnent des sucs digestifs qu'ils entraînent avec eux; c'est ainsi qu'agissent la plupart du temps les glandes salivaires. Chez les larves prédatrices par contre, la longueur relative de l'organe porte à croire que la digestion s'effectue à ce niveau. Il est possible de constituer une séries de types, partant de *Dicranota* où certaines particules pénètrent encore dans le mésenteron, jusqu'à *Poecilostola* où la valvule ne laisse filtrer qu'une liqueur élaborée, et surtout *Ephelia* où l'intestin antérieur réalise intégralement le travail de la digestion; dans ce cas extrême, les résidus sont vomis et le reste de l'appareil digestif n'est plus fonctionnel. Pour expliquer la possibilité de cette digestion antérieure, K. pense qu'en l'absence de mouvements antipéristaltiques ramenant les sucs du mésenteron, ce sont les glandes salivaires qui fourniraient les diastases nécessaires. Or, il est remarquable que c'est précisément chez *Ephelia,* dernier terme de la série progressive, que les glandes salivaires présentent le minimum de développement ! Aussi bien la fonction serait-elle dévolue obligatoirement, dans ce cas particulier, aux cellules musculaires de l'intestin antérieur qui assumeraient ainsi une double fonction physiologique !

Conclusions. — A l'état larvaire, les Tipulides nous ont fouri tous les intermédiaires entre le cas où la membrane péritrophique fait complètement défaut (*Dicranota*) et le cas où elle se présente sous l'aspect d'un véritable tube à parois multiples ou chiffonnées (*Phalacrocera*). Cette variation n'a rien de surprenant si l'on considère que la famille des *Tipulidae* n'est qu'un groupement fondé, au moins en partie, sur des caractères de convergence, ainsi que le faisait déjà observer Keilin (1912). La présence d'un tube bien caractérisé se montre une fois de plus en rapport avec l'existence d'un *proventricule* qui semble être son principal foyer de production, sinon le seul. La larve de *Dicranota* est franchement carnassière tandis que celle de

Phalacrocera est exclusivement végétarienne; cependant, les exceptions sont trop nombreuses et trop considérables pour qu'il soit possible d'attribuer à l'influence du régime alimentaire les différences observées entre ces deux termes.

Chez les Tipules adultes, nous avons observé la présence d'un tube membraneux extrêmement fin, de structure spongieuse, qu'il est vraisemblable de rapporter à un tube péritrophique, bien que ses connexions antérieures n'aient pu être précisées.

Famille des Ptychopteridae

La membrane trophique de la larve de *Ptychoptera contaminata* nous est connue par le mémoire de VAN GEHUCHTEN (1890) dans lequel ce dernier expose, à la suite des conceptions de l'Ecole de CARNOY sur les cuticules et les membranes cellulaires en général, ses propres idées sur la sécrétion de la membrane péritrophique.

La larve de *Ptychoptera* possède un proventricule assez complexe, divisé en deux étages par une constriction annulaire de la paroi. La valvule œsophagienne est allongée et exceptionnellement compliquée en raison de l'existence d'une immense cavité lacunaire « traversée par un réseau musculaire et élastique dont les mailles sont occupées par le liquide sanguin ». Il existe une membrane interne continue, assez épaisse et sans structure qui s'étend de la valvule jusque dans l'intestin terminal. VAN-GEHUCHTEN ne croit pas que cette membrane représente un prolongement cuticulaire de la valvule (SCHNEIDER), ni qu'elle puisse se former sur place comme produit de sécrétion de la muqueuse intestinale (PLATEAU). D'ailleurs, la production continue d'une cuticule au niveau de l'œsophage reste impossible *a priori* pour qui admet comme un postulat que « les cuticules... quelqu'épaisses qu'elles soient, proviennent de la différenciation à la fois physique et chimique du protoplasme » des cellules sous-jacentes. Pour G., la péritrophique est sécrétée dans la chambre supérieure du proventricule par les cellules spéciales de la paroi, sous l'excitation mécanique directe de denticules chitineux portés par la face externe de la valvule. Les produits de la sécrétion descendraient dans la fente périvalvulaire et pourraient se *con-*

denser en une membrane continue. Pure hypothèse, fait-il remarquer, mais qui expliquerait bien le phénomène de régénération continuelle.

G. n'emploie pas le terme de péritrophique.

Recherches personnelles. — Les observations que nous avons pu faire, à l'état frais seulement, sur un petit nombre de larves de *Ptychoptera,* nous permettent de confirmer, avec quelques réserves, la description anatomique donnée par Van Gehuchten. La valvule œsophagienne, fortement musculeuse, est nettement divisée par une constriction annulaire médiane en deux régions qui correspondent aux deux étages du proventricule. Le schéma général n'est pas sans rappeler la disposition que nous avons décrite chez la larve de *Phalacrocera.* L'intima de la région valvulaire proximale est parsemée de petits boutons chitineux que relie un réseau de rides superficielles. Quant à la région distale, elle possède nécessairement un revêtement cuticulaire sous lequel on observe des bandes musculaires qui se recoupent en losanges réguliers, puis de larges sinus sanguins traversés par des brides radiales. La larve est munie d'une des plus belles péritrophiques qu'il nous ait été donné d'observer sur le frais: cylindrique, uniformément calibrée, transparente, cette membrane, qui paraît simple, occupe toute la longueur de l'intestin moyen. Nous pensons, comme Van Gehuchten, à défaut d'autre explication plausible, qu'elle est élaborée par les cellules spécialisées de la paroi proventriculaire antérieure; mais nous émettons des doutes sur l'action stimulante — nullement indispensable et du reste brutale — des boutons chitineux de la valvule.

Au point de vue de l'anatomie du proventricule, la larve de *Ptychoptera* se rapproche nettement de celle de *Phalacrocera* parmi les Tipulides ; cependant sa péritrophique est simple et paraît être le résultat d'une véritable *sécrétion* plutôt que d'une délamination.

Famille des Psychodidae

Une membrane libre à l'intérieur de l'intestin moyen est signalée en 1902 par Vaney chez la larve de *Psychoda,* puis par Dell (1905) qui rapproche, au point de vue anatomique, cette

larve de celle du Chironome, étudiée en 1900 par Miall et Hammond. La membrane, qui s'insère dans la fente périvalvulaire, correspondrait bien à la péritrophique de Balbiani ; sa fonction serait d'abord de protéger l'épithélium, mais aussi d'assurer un mouvement rétrograde des produits de la digestion dans l'espace péritrophique; de plus, elle serait muée périodiquement.

Telle n'est pas l'opinion de Koch (1913) qui ne trouve chez la larve de *P. albipennis,* aucune trace de Trichterbildung mais qui, en revanche, assigne un rôle de protection à la bordure même, dont la hauteur atteint ici celle de l'épithélium.

Enfin, Haseman (1910) trouve, chez la larve de *P. alternata,* « a delicate elastic peritrophic membran » qui tire sans aucun doute son origine d'une ceinture de cellules du bord antérieur de l'intestin moyen et se trouve renforcée par les sécrétions d'autres groupes cellulaires comparables au précédent.

Recherches personnelles. — Nos recherches — à l'état frais — ont porté sur la larve de *Pericoma* sp., dont le proventricule à coupole est séparé du reste du mésenteron par une légère dépression circulaire. Le repli stomodéal est pourvu d'une puissante assise musculaire; sa cuticule réfléchie présente, vers le milieu de sa longueur, une sorte de bourrelet et, dans sa région distale, quelques plissements annulaires irréguliers. Entre les parois du repli se loge le sinus sanguin habituellement rencontré chez les Nématocères. Une membrane trophique est étroitement appliquée sur la cuticule du feuillet réfléchi, sauf au niveau des plis. Avant l'extrémité de la valvule, elle s'en sépare pour s'engager dans la lumière du mésenteron sous forme d'un boyau assez irrégulièrement cylindrique. Dans la région du cul-de-sac périvalvulaire, cette membrane entre en relation avec l'épithélium de la paroi dont elle tire vraisemblablement son origine. La membrane est simple; elle ne paraît pas s'éliminer par défécation.

Famille des Culicidae

A) *Larves.* — Raschke (1887) a représenté d'une manière suffisamment exacte le tube digestif de la larve de *Culex nemorosus*; le contenu intestinal y est figuré sans autre indication.

L'intestin moyen (Chylus ou Magendarm) possède une intima cylindrique lisse douée d'une certaine épaisseur surtout postérieurement. Il s'agit sans doute d'une péritrophique; malheureusement, R. s'est borné à cette simple mention; la coupe schématique qu'il donne du proventricule prouve qu'il n'en a pas saisi la structure exacte.

Plus précises sont les recherches de Thompson (1904-06); celui-ci reconnaît que les cellules du cardia (proventricule) fixent énergiquement les teintures et que l'épithélium de la paroi est limité en dedans par la membrane péritrophique. Cette paroi est, d'ailleurs, justement rapportée à l'intestin moyen comme c'est le cas chez *Anopheles, Chironomus, Simulium,* et, en général, chez tous les Nématocères, et l'intima de l'œsophage justement limitée à la coupure stomo-mésentérique. Mais, Thompson, qui a observé l'existence d'une bordure pour les cellules du mésenteron, ne retrouve pas cette formation quand il s'agit de celle du cardia et l'origine réelle de la péritrophique reste de ce fait indistincte (pl. 16, fig. 37).

En 1930, P. de Boissezon, dans une étude biologique et histophysiologique de *Culex pipiens* L., a été amené à examiner d'aussi près que possible l'anatomie et la structure du tube digestif tout entier. Remarquons d'abord que le repli stomodéal est appelé indifféremment par l'auteur valvule œsophagienne ou proventricule, tandis que pour nous ces deux termes sont tout à fait distincts, la valvule étant partie du proventricule. B. signale la présence, entre les feuillets de la valvule, d'une cavité tubulaire coupée de tractus élégants et l'assimile avec raison à la cavité sanguine décrite par Van Gehuchten chez *Ptychoptera.* Dans la portion réfléchie de la valvule, il place un manchon de cellules qui diffèrent nettement de celles du feuillet direct: elles sont plus larges, leur protoplasme est « finement granuleux et leur noyau est de forme d'abord ovalaire, puis il s'arrondit à mesure que l'on remonte vers l'extrémité proximale. » A l'immersion, on constate « qu'elles ne sont pas bordées, comme celles de l'intestin moyen, par un plateau strié et qu'elles ne sont pas recouvertes d'une cuticule épaisse comme celles de l'œsophage. Leur surface tournée vers l'extérieur, c'est-à-dire vers la lumière intestinale, est recouverte d'une sorte de membrane transparente

difficile à apercevoir même aux forts grossissements, qui longe la couche cellulaire et se continue ensuite dans l'intestin moyen en passant devant l'ouverture des cæcums. C'est le début de l'entonnoir qui se prolonge dans l'intestin où il entoure la nourriture dans une sorte de tube ». Ces cellules, dépourvues à la fois de cuticule et de plateau strié, sont cependant rapportées à l'intestin antérieur: cellules œsophagiennes d'un type très spécial qui sécrètent une membrane de nature chitineuse.

L'épithélium du mésenteron commence au fond du cul-de-sac périvalvulaire, après une petite zone mince (brisure de l'épithélium); les cellules contrastent par leurs dimensions et leur aspect avec celles qui sécrètent l'entonnoir et celles des cæcums et de l'intestin moyen. B. les rapporte au mésenteron en raison de la présence d'un plateau strié de 2 μ; mais il ne les considère comme le siège d'aucune sécrétion spéciale. « Dans la partie comprise entre le début du cardia et les cæcums, leur protoplasme est très fortement basophile »; mais les extrémités des filaments (de la bordure) « paraissent libres et non reliés par une membrane ».

Toutefois, les aliments, dans l'estomac, sont séparés de l'épithélium par une zone claire qui correspond à deux formations : d'abord l'entonnoir (au sens de SCHNEIDER) et avec lui la membrane péritrophique, « sorte de membrane acidophile légèrement granuleuse, sans structure vacuolaire » qui semble être le produit des cellules de l'intestin moyen. La larve de *Culex* posséderait ainsi les deux formations à la fois. L'entonnoir chitineux stomodéal s'étend jusqu'au rectum, résiste à la potasse et ne prend pas les colorants; la péritrophique, non chitineuse, est d'une épaisseur considérable (20μ), n'existe que dans l'estomac; elle est comparable au *Cyste* des larves de *Lasius* (KARAWAÏEW).

Recherches personnelles sur la larve d'Ecculex vexans Meig. — a) *Sur le frais :* A la dissection, on trouve un proventricule allongé dont le diamètre ne dépasse pas celui de l'intestin moyen qui lui fait suite et qui porte, à la naissance du mésenteron proprement dit, une couronne de 8 cæcums. Si l'on fend la paroi du proventricule, on découvre un repli stomodéal dont la partie terminale est évasée en pavillon; ce pavillon n'est autre chose qu'un épaississement annulaire de l'intima réfléchie, qui ne se laisse pas mouiller par l'eau et sur lequel est tendue très exacte-

ment la membrane péritrophique. Lorsqu'on est parvenu, par l'action ménagée de l'acide acétique ou de la potasse, à dégager la membrane, on constate que le bord supérieur (ainsi du reste que le bord inférieur) est marqué d'un repli en forme de lame circulaire dirigée en arrière (fig. 47, 1 et 2). Si l'on exerce une traction croissante sur le tube péritrophique, celui-ci se rompt

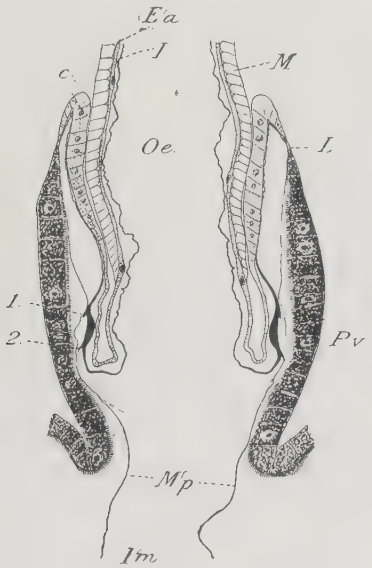

Fig. 47
Larve d'*Ecculex vexans*. — Coupe longitudinale schématique du proventricule. — Ea, épithélium de l'intestin antérieur; M, sa musculaire; c, épithélium antérieur réfléchi; L, niveau du sillon antérieur; 1 et 2, lames circulaires de l'anneau chitineux valvulaire.

ordinairement suivant un cercle qui semble correspondre au bord supérieur de l'anneau; toutefois, nous sommes parvenu à nous rendre compte que la péritrophique coiffe à peu près entièrement la valvule. C'est son aspect finement plissé qui seul permet de la différencier nettement de l'intima œsophagienne réfléchie à laquelle elle se superpose. Cette séparation, nous le répétons, est délicate: elle a nécessité de longues séances d'observation.

Le proventricule est surmonté d'un dôme qui n'est autre que la portion musculaire très puissante de l'œsophage direct; l'œsophage réfléchi n'en atteint que la base à laquelle il est rattaché par des fibres. La musculaire de l'œsophage ne dépasse pas le bord supérieur de l'anneau chitineux. Seule la couche épithéliale accompagne à ce niveau l'intima qui, après s'être réfléchie, donne, par une modification locale, l'anneau chitineux différencié. Le sinus sanguin intravalvulaire est très peu développé. Nous ne dirons rien de la paroi proventriculaire dont les cellules à plateau circonscrivent une fente périvalvulaire extrêmement réduite.

La membrane péritrophique présente une certaine épaisseur (2 μ environ) à peu près constante dans la région antérieure, mais qui semble augmenter légèrement lorsqu'on s'éloigne du foyer de production. Le traitement par la potasse à froid provoque comme un dissociation de la membrane en un petit nombre de feuillets élémentaires finement plissés; cette dissociation s'observe surtout à la partie postérieure et à la face interne du boyau. D'autre part, le fait que le boyau est plus épais dans sa région distale et s'exfolie constamment par la face interne, indice d'un processus d'usure comme le suggère CHATTON, semble prouver que la membrane péritrophique, dont la production doit être ici relativement lente, reçoit extérieurement l'apport d'un vernis dû aux sécrétions actives des cellules épithéliales.

Le tube péritrophique est un cylindre transparent et régulier, béant, de 260 à 270 μ de diamètre.

Si l'on traite le proventricule entier par la potasse à 50 % pendant un temps suffisant, on constate que la péritrophique perd graduellement son adhérence à la valvule œsophagienne et à la bague chitineuse en particulier, tandis qu'elle reste au contraire en relation avec la bordure des cellules de la paroi proventriculaire.

En définitive, l'examen approfondi du proventricule sur le frais nous apprend que la péritrophique semble tirer son origine de l'épithélium externe par l'intermédiaire du plateau strié. Elle adhère ensuite fortement à l'intima réfléchie et surtout à l'anneau chitineux différencié, puis devient libre à l'intérieur du mésenteron où elle conserve sa forme régulièrement cylindrique; la plu-

part du temps, le bol alimentaire, de teinte noirâtre, plus ou moins concrétionné, loin de déformer dans sa progression le tube péritrophique, glisse au contraire facilement à l'intérieur de ce dernier.

b) *Coupes transversales et obliques.* — Une coupe transver-

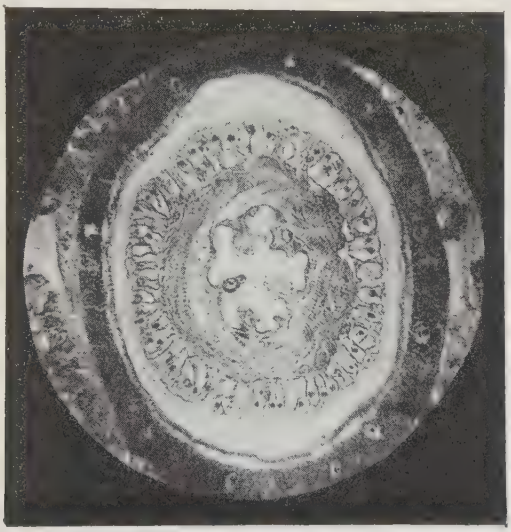

Fig. 48

Ecculex vexans, larve. — Coupe transversale au niveau du proventricule. De dehors en dedans: la paroi proventriculaire avec quelques noyaux; sa bordure sur laquelle court une très fine membrane péritrophique. L'espace périvalvulaire. L'épithélium périvalvulaire réfléchi avec son intima; la musculaire épaisse; l'épithélium direct mince; on distingue deux noyaux; l'intima flotte dans la lumière œsophagienne en forme d'étoile (× 235).

sale menée à travers le proventricule en avant de l'anneau chitineux montre, de dedans en dehors: le feuillet interne (intima) de l'œsophage dont la lumière a l'aspect d'une étoile à 5 branches; on remarque ensuite quelques noyaux de l'épithélium, autour duquel se trouve une puissante assise musculaire. Puis, sans lacune appréciable en raison de la réduction des sinus sanguins à ce niveau, une assise circulaire comprenant une rangée de grandes cellules claires, à noyau central, correspondant aux

cellules-mères de l'entonnoir de De Bosseron, mais auxquelles nous reconnaissons une bordure cuticulaire qui n'est que le prolongement de l'intima œsophagienne. C'est ensuite la fente périvalvulaire, puis l'épithélium du proventricule à grandes cellules cubiques fortement basophiles dont le noyau central est formé d'un nucléole très apparent qu'entoure une couronne de grains chromatiques. Ces cellules possèdent une bordure en brosse et

Fig. 49
Ecculex vexans, larve. — Sortie du proventricule. E*p*, paroi; E, épithélium valvulaire réfléchi encadrant le sinus S; B, bague chitineuse (× 300).

l'on voit par places la membrane péritrophique qui s'en détache.

On retrouve les mêmes éléments histologiques sur une coupe oblique; on voit, en particulier la péritrophique se soulever de la bordure épithéliale, s'appuyer au passage sur la bague chitineuse et glisser de là, sans interruption, dans l'intestin moyen. Parvenu à l'extrémité postérieure de ce dernier, le tube franchit la valvule pylorique, s'engage dans l'intestin postérieur où il se désagrège; là, la colonne alimentaire n'existe plus qu'à l'état de fragments chassés énergiquement vers l'anus par les contractions de la paroi intestinale. Dans quelques cas cependant la péritro-

phique a été observée en place dans la cheminée anale; elle existe à l'état fragmentaire dans les fèces.

Conclusion. — Nos recherches sur la larve d'*Ecculex* étaient terminées lorsque nous avons eu connaissance du mémoire de P. de Boissezon; nous avons alors cru devoir les reprendre encore une fois; mais nous n'avons pas été amené à en modifier les résultats.

Nous reconnaissons, chez la larve d'*Ecculex*, la présence d'une membrane péritrophique correspondant à la formation que De Boissezon assimile à un entonnoir au sens de Schneider. Cette distinction repose sur l'origine même de la membrane. En effet, les grandes cellules de l'épithélium valvulaire réfléchi sont bien des cellules œsophagiennes; nous croyons que la fine membrane qui les borde n'est que le prolongement de l'intima rétroversée. C'est cette formation cellulaire stomodéale qui, selon nous, s'amincit progressivement puis constitue la « brisure de l'épithélium » de sorte que la limite stomo-mésentérique se trouve légèrement reportée sur la paroi du proventricule. L'épithélium à plateau strié si caractéristique de l'intestin moyen débute nettement à ce niveau. En conséquence, nous ne pouvons attribuer à ces cellules œsophagiennes la sécrétion de la péritrophique dont les relations avec la paroi proventriculaire sont par contre indiscutables. D'ailleurs, cette éventualité se fût-elle produite, qu'elle eût constitué une exception unique dans toute la série de nos recherches; nous n'eussions cependant pas hésité à partager les vues de Schneider et à admettre l'existence d'un Trichter chez les seuls Culicides. Mais l'organisation du proventricule de ces larves ne s'écarte pas du schéma général que nous avons pu construire dans le groupe homogène des Nématocères (Aubertot, 1932 c). Quant à la formation épaisse décrite par De Boissezon sous le nom de péritrophique, nous la comparons simplement au manchon muqueux qui comble si fréquemment l'espace péritrophique et dont B. a précisément mis en lumière d'une façon qui ne paraît guère discutable la signification physiologique.

Recherches sur la larve de Chaoborus crystallinus d. G. — Le tube digestif de la larve de *Chaoborus* a fait l'objet d'une description assez sommaire de la part de Leydig (1851); cet auteur mentionne le renflement qui termine le pharynx et qu'il compare à une nasse; il ne trouve que deux tubes de Malpighi.

Weismann (1866), de son côté, souligne la finesse du tube œsophagien qui débouche dans l'intestin moyen par une ébauche de proventricule; mais son unique préoccupation semble être de localiser les phénomènes de la digestion. Aussi croyons-nous pouvoir apporter quelques documents nouveaux sur l'anatomie du tube digestif et particulièrement du proventricule.

1° *Dissections.* — La larve de *Chaoborus* se prête admirablement à l'observation par transparence. Il est également très simple, après section rapide des extrémités du corps, d'extirper la totalité du tube digestif sans avoir à exercer de tractions dangereuses. Le pharynx est un organe allongé, musculeux, dont l'intima stomodéale garnit toute la face interne. Il se recourbe en s'amincissant dans sa partie distale et donne naissance à un léger renflement d'où s'échappe l'œsophage, allongé, fin (50 μ) et contourné. L'intima pharyngienne est garnie de petits piquants chitineux en fer de lance, disposés en séries longitudinales qui correspondent à autant de replis internes. Les piquants de l'une des moitiés longitudinales du pharynx sont tous dirigés en avant; ceux de l'autre moitié tous dirigés en arrière: cette disposition est favorable à un brassage des matières alimentaires dans un sens déterminé et s'accorde bien avec l'hypothèse d'une digestion ou plus exactement d'un début de digestion à ce niveau, comme le pensait Weismann. Au voisinage du renflement distal, les piquants se font plus nombreux et sont tous dirigés en avant; le renflement lui-même a l'aspect d'une nasse garnie d'une soixantaine de grosses épines de chitine jaune dirigées en avant et entremêlant leurs pointes. Toutefois, cette nasse n'est pas sphérique; elle possède une symétrie bilatérale, et s'ouvre à la manière d'un porte-monnaie aux charnières duquel se placent deux fortes dents chitineuses d'un jaune-brun, dirigées en avant. Nous voyons dans cet organe une véritable *corbeille filtrante.*

Le proventricule est arrondi antérieurement en dôme, son

diamètre est légèrement inférieur à celui de l'intestin moyen. Le feuillet interne de la valvule est pourvu d'une épaisse intima chitineuse qui devient beaucoup plus mince, bien que toujours perceptible, sur le feuillet réfléchi. L'extrémité libre du repli stomodéal porte une couronne de quatre apophyses chitineuses arquées, convexes en dehors et hérissées de petites pointes mousses dont la terminale est de beaucoup la plus puissante. De plus, la base de cette couronne est elle-même garnie d'un cercle de pointes mousses.

La paroi du proventricule est, avons-nous dit, fortement appliquée sur le repli stomodéal, de sorte que la cavité périvalvulaire se ramène à une fente circulaire étroite. Les quatre apophyses chitineuses distendent ensuite la paroi et délimitent à la sortie de la valvule une sorte de chambre interne.

Nous avons observé une péritrophique simple, anhiste, transparente, extrêmement mince. Dans les cas favorables, on constate qu'elle prend son insertion dans le sillon antérieur du proventricule, puis s'applique étroitement sur le feuillet réfléchi. L'addition d'une goutte d'acide acétique permet de l'en séparer. Elle contourne ensuite exactement l'appareil apophysaire en glissant sur ses pointes et s'engage finalement dans l'intestin moyen où il devient difficile de la suivre. Cependant, les hernies accidentelles du tractus intestinal la font réapparaître; nous ne l'avons pas vue sortir par l'anus. Le tube membraneux résiste à l'action de SO^4H^2 à froid.

Nous insisterons en passant sur le fait que le boyau péritrophique n'est parcouru que par des *aliments liquides*.

2° *Coupes longitudinales.* — L'étude histologique confirme les données précédentes. On trouve la paroi du proventricule composée de cellules de grande taille, assez régulièrement cubiques, à protoplasme finement granuleux avec noyau central, et possédant un plateau strié homogène. La péritrophique, en raison de sa finesse, apparaît mal; néanmoins, nous avons pu la suivre à l'intérieur de la fente périvalvulaire. Elle se distingue assez facilement de l'intima réfléchie qui est plus épaisse, plissée et ininterrompue.

B) *Etat adulte.* — De très nombreux auteurs ont étudié l'anatomie du tube digestif chez les Culicides adultes, mais la plupart du temps sans se préoccuper de l'existence d'un tube trophique. Nous rapporterons seulement les résultats obtenus par SCHAUDINN (1904) et, beaucoup plus près de nous par DE BOISSEZON (1930). Au point de vue qui nous intéresse, ces résultats sont diamétralement opposés.

SCHAUDINN fournit une bonne coupe longitudinale schématique du tube digestif *in situ*. Pour lui, chez l'Insecte à jeun, la partie terminale de l'œsophage se trouve plus ou moins profondément invaginée dans le mésenteron, et l'épithélium de la valvule ainsi constituée serait en réalité composé de replis en nombre variable avant de passer à l'épithélium de l'intestin moyen. A la limite exacte de ces deux formations existe un anneau musculaire très épais jouant le rôle d'un sphincter. Lorsque le sang absorbé passe des diverticules dans l'intestin, la partie plissée se trouve rejetée du sphincter et transformée en un jabot supplémentaire « als weiter Vormagen oder Kropf vom Blut aufgebläht ». De plus, par un mécanisme que l'auteur ne décrit malheureusement pas d'une manière explicite, la masse sanguine se trouve entourée d'une fine couche analogue à la chitine qui recouvre l'épithélium. « Sicher ist aber dass auch bei *Culex* (sowie *Anopheles*), die Nahrung nicht direkt die Epithelzellen des Mitteldarms berührt, sondern wie bei andern Insekten durch eine gallertige Chitinschicht getrennt ist. Nach meinen Untersuchungen besteht die Funktion des Vormagens darin, diese Schicht zu liefern ».

GENNA (1923), chez *Anopheles claviger*, déclare n'avoir pas observé de péritrophique.

C'est également l'avis de P. DE BOISSEZON qui, à l'encontre de SCHAUDINN écrit: « La nourriture (chez le *Culex pipiens*) est en contact direct avec l'épithélium intestinal ». Le tube digestif du *Culex* adulte ne renferme pas d'entonnoir; il n'y a pas non plus de membrane péritrophique bien que la masse de nourriture colorée soit, au début de la digestion, comme entourée d'une auréole claire: il s'agit là d'un produit « muqueux » (SIRODOT, 1858), plus exactement d'une sorte d'enduit (ferments) sécrété par la partie antérieure du tube digestif.

Recherches personnelles sur Ecculex vexans Meig., ♂ et ♀. — Nous ne figurerons pas une fois de plus le tractus digestif du Culicide adulte. Nous n'aurions à ajouter à la description détaillée fournie par De Boissezon que des détails insignifiants, par exemple la présence, sur l'intima du carrefour stomodéal dans lequel débouchent les diverticules, de pointes chitineuses fines, rectilignes, acérées et réfringentes. Comme le faisait observer Christophers (1901), il n'existe pas de proventricule chez le

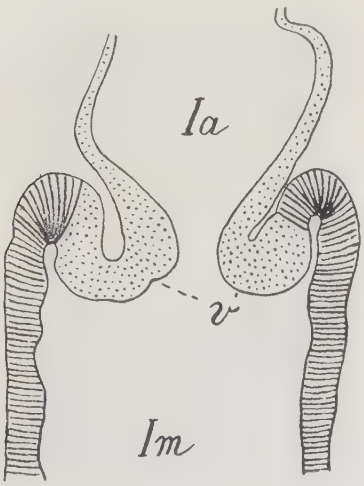

Fig. 50
Ecculex vexans. — Coupe longitudinale schématique de la région de passage stomo-mésentérique.

Moustique adulte (fig. 50). Nous n'avons pas réussi à découvrir le dispositif valvulaire de Schaudinn pas plus à l'état plissé qu'à l'état déployé, à n'importe quel temps de la piqûre. On sait d'ailleurs à présent que le sang pénètre directement dans l'intestin moyen et que les diverticules ne jouent leur rôle que lorsque l'animal aspire un liquide autre que le sang. Falleroni (1926) s'exprime ainsi : « L'insetto ha duo modi di succhiare : l'uno per il sangue degli animali viventi; l'altro per i liquidi libri ». En 1930, Mac Gregor d'une part et De Boissezon de l'autre parviennent à démontrer qu'à ces deux modes d'aspiration corres-

pondent deux processus internes de réception. « The normal destination of blood taken up by Mosquitoes... is the stomach. The normal destination of water, fruit-saps and other sugar-containing fluids... is the diverticula ».

Effectivement, après la piqûre, les diverticules ont toujours été trouvés vides; le mésenteron au contraire gorgé de sang. Le tractus digestif tout entier exécute de violents mouvements de torsion sur son axe. Il n'existe pas de valvule œsophagienne

Fig. 51
Ecculex vexans, imago. — Présence d'une formation membraneuse dans la lumière de l'intestin moyen (× 715).

compliquée, mais un simple repli stomodéal en forme de bourrelet circulaire multilobé, animé de contractions brusques et courtes. Sans doute les contractions du sphincter qui le commande s'opposent-elles au retour en avant de la masse alimentaire. De même, on ne peut parler de cavité périvalvulaire ni de cellules antérieures différenciées de l'intestin moyen et dans ces conditions, il n'est pas surprenant de constater l'absence d'une membrane péritrophique; nous avons constaté nous aussi que le sang ingéré se trouve au *contact direct* de l'épithélium. Gouttelettes de sécrétion et hématies nagent dans le sérum sanguin,

constamment brassées par suite des contractions de la paroi intestinale; fréquemment des hématies viennent s'insinuer dans les dépressions intercellulaires de l'épithélium.

Cependant, il nous est arrivé à plusieurs reprises d'observer sur les coupes, à l'intérieur du sac abdominal vide, de véritables lambeaux membraneux qui semblent bien détachés de la bordure en brosse. Nous donnons ici la reproduction microphotographique d'une de ces formations appartenant à la région proximale étroite de l'intestin moyen.

Conclusions. — Chez les Culicides adultes où le proventricule fait défaut, nous ne croyons pas à la présence d'une membrane péritrophique *s. str.* Chez les larves, au contraire, nous avons observé d'une manière constante un tube péritrophique à parois épaisses, calibré, en rapport avec la présence d'un proventricule nettement défini.

Famille des Chironomidae

Toutes nos recherches ont porté sur des larves. Nous étudierons en détail, pour débuter, celle d'un type banal de *Chironominae, Chironomus plumosus* L.

Recherches antérieures. — A. Schneider (1887 b), comprenant qu'il était difficile de séparer l'étude de la membrane trophique de celle de la valvule, s'est longuement étendu sur la description de ces deux formations; cependant, il pense que le tube péritrophique serait en continuité avec le bord inférieur de la valvule cardiaque (Rüssel) dont le revêtement chitineux, peu consistant au début, irait en se durcissant rapidement; de plus, le cylindre trophique serait complètement expulsé à chaque mue.

Balbiani (1890) consacre une courte étude à la larve du Chironome. En isolant complètement le tube digestif dans une solution de potasse, il trouve « la membrane cuticulaire de la valvule cardiaque invaginée dans la partie antérieure de l'intestin moyen »; la péritrophique est décrite comme « un tube étroit, à parois chiffonnées » flottant librement dans la cavité de l'estomac. Pour lui, c'est la partie réfléchie de la membrane cuticulaire qui, « après avoir remonté jusque vers l'insertion des glandes

gastriques, se réfléchit de nouveau en arrière jusque vers l'extrémité de la valvule, et s'engage dans l'intestin moyen. » C'est appuyer, en termes nouveaux, la doctrine de l'entonnoir.

Pour Miall et Shelford (1897) la péritrophique de la larve de Chironome n'est que le prolongement sans cesse renouvelé (perpetually renewed) du revêtement chitineux stomodéal.

Vignon (1899-1901) a consacré de retentissantes publications à la larve de *Chironomus* chez laquelle il fut amené à décrire, dans le proventricule, cet appareil singulièrement perfectionné qu'il appelle le laminoir. La péritrophique, non colorable par la rubine, est sécrétée sous forme de chitine fluide — en nappes ou en filaments — par les premières cellules du mésenteron, situées au fond de l'espace proventriculaire. Il se forme, à partir de ces cellules-mères, une nappe chitineuse cylindrique qui tend à se mouler sur la cuticule très mince de la paroi valvulaire réfléchie; toutefois, à ce moment, elle est encore fluide; pour acquérir son épaisseur définitive, il est indispensable qu'elle subisse l'action d'un appareil particulier, composé d'une bague interne dure, fuchsinophile, et d'une bague externe sécrétée par la paroi du mésenteron. Les schémas de Vignon représentent effectivement la membrane pressée entre les bagues de ce laminoir dont l'écartement conditionne son épaisseur. De là, cette membrane est entraînée sous l'effet de la tension qu'exercent les aliments, lesquels progressent grâce à leur propre pression.

Enfin, Miall et Hammond (1900), relatant les observations de Miss Dorothy Phillips, bien que consacrant à la larve du Chironome un mémoire spécial, ne paraissent pas lui avoir accordé suffisamment d'attention. Pour ces auteurs, la membrane péritrophique (funnel=Trichter) débute parfois là où commence le mésenteron; parfois au contraire, elle se trouve incluse dans le premier sillon de l'épithélium : il est possible que, dans le second cas, la bague externe ait été prise pour l'origine de la membrane, à moins que cette dernière ne représente une sécrétion des cæcums gastriques. C'est, en tout cas, un tube interne libre, de diamètre relativement faible, dont le rôle est de protéger l'épithélium. Il est séparé de la paroi par un espace annulaire rempli de particules nutritives, sauf à sa partie antérieure, et décrit parfois des sinuosités qui n'affectent point l'estomac lui-même.

Dans la région proctodéale, la membrane s'amincit et disparaît. Miss PHILLIPS ajoute que la péritrophique, périodiquement rénovée, est occasionnellement *double* sur toute sa longueur; dans ce cas, c'est le tube intérieur qui serait de toute évidence le plus ancien. Tous les faits semblent démontrer que la membrane prend naissance aux dépens de l'épithélium de l'estomac, soit par sécrétion, soit par transformation ; mais ce processus n'a pu être observé directement chez le Chironome.

Le dispositif de VIGNON n'a été retrouvé nulle part ailleurs.

VANEY (1902) peut observer, grâce à l'hémalun, la région glandulaire signalée par VIGNON; « mais, la péritrophique ne se colore pas assez bien pour en saisir l'origine ».

Recherches personnelles. — Nous avons effectué à notre tour de patientes recherches sur la larve de *C. plumosus*. Nous limiterons notre discription à la région proventriculaire.

A) *Sur le frais.* — L'œsophage s'emboutit dans la portion antérieure de l'intestin moyen, très différenciée, affectant la forme d'une cloche dont la valvule constitue le battant. Le pourtour de cette cloche est revêtu de courtes digitations dirigées en arrière. La région de l'intestin moyen qui lui fait suite immédiatement est elle-même hérissée de protubérances d'aspect analogue, mais moins considérables, et qui s'atténuent jusqu'à disparaître à mesure qu'on s'éloigne du proventricule. L'intérieur de cet organe apparaît coloré en rose vif par suite de la présence de liquide sanguin dans les sinus valvulaires. Dans sa région terminale, on distingue, également par transparence, un cercle brunâtre. c'est la « bague externe » de VIGNON.

La dissection peut être réalisée en déchirant simplement, mais avec prudence, le revêtement intestinal (fig. 52).

Valvule. — La portion directe de la valvule possède l'aspect de l'œsophage dont elle n'est que le prolongement. Sa région distale est évasée en pavillon et se termine par un cercle régulier, rigide; il y a là une bague chitineuse spéciale, différenciation locale de l'intima réfléchie, au niveau de laquelle se termine la tunique musculaire de l'œsophage. Le feuillet réfléchi de la

valvule paraît, en effet, réduit à l'intima chitineuse; mais cette dernière a subi, comme nous venons de le voir, une importante différenciation qui consiste en un épaississement rigide, réfringent, en forme de rond de serviette, sur lequel est tendue la

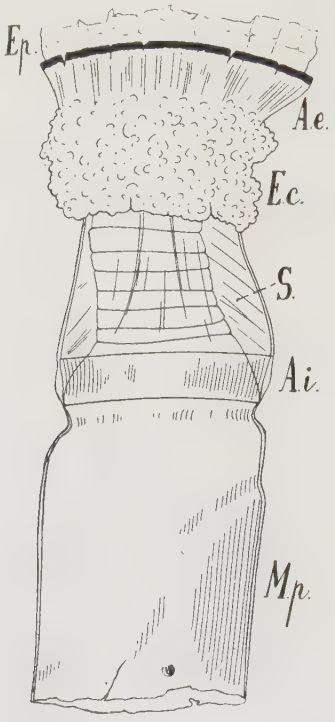

Fig. 52
Larve de *Chironomus plumosus*. — Croquis de la région proventriculaire, la paroi du proventricule (E*p*) étant rabattue en avant. — A*e*, anneau externe; A*i*, anneau chitineux interne; E*c*, épithélium des cæcums; S, sinus sanguin à brides conjonctives.

membrane péritrophique. Nous ne nous étendrons pas davantage sur cette bague interne munie, comme l'a observé Vignon, d'une bague accessoire. Nous avons réussi à soulever, aux aiguilles, la membrane péritrophique, à la détacher de cette bague et nous avons ainsi constaté qu'*elle existe déjà à l'état de membrane mince en amont du prétendu laminoir*. D'un autre côté, l'anneau

interne possède cette qualité, souvent reconnue aux portions valvulaires réfléchies, de n'être pas mouillable et de fixer la péritrophique par adhérence. Nous ne dirons rien du sinus sanguin circulaire dont la délimitation topographique nous a été parfois facilitée par la répartition de Trypanosomides. De fines brides conjonctives unissent dans l'intérieur du sinus les parois directe et réfléchie du repli stomodéal à la manière des fibres tendineuses du cœur des Vertébrés.

Paroi proventriculaire. — La paroi du proventricule supporte les cæcums mentionnés plus haut; de plus, à la limite inférieure de l'organe, elle délamine en dedans un anneau continu, relativement transparent, portant les traces d'une structure cellulaire répondant à celle de la paroi qui lui a donné naissance. On a ainsi une sorte de collerette circulaire rattachée à la paroi du proventricule par son bord supérieur, libre au contraire par son bord inférieur qui est teinté de vert plus ou moins rabattu. Suivant VIGNON, la collerette — bague externe du laminoir — représente pour les cellules à bordure une vraie cuticule sécrétée par dessus, comme l'a déjà avancé VEJDOWSKY à propos des *Gordius*. Cette sécrétion serait tout à fait du même ordre « que celle de la chitine plastique destinée à constituer la membrane péritrophique ». Or, nous répétons que les deux bagues ne sont pas des formations comparables. Traitée par SO^4H^2, la collerette se dissout instantanément sans laisser de traces; il est superflu d'ajouter que dans les mêmes conditions la bague interne, de nature chitineuse, subit une légère déshydratation, mais reste inattaquée.

Membrane péritrophique. — La péritrophique coiffe très intimement le repli stomodéal; il est impossible, sur le frais, de la distinguer de l'intima ; mais on la dégage facilement sous la loupe binoculaire et l'on constate alors qu'elle existe à l'état de membrane depuis la base de la valvule, d'où elle s'élève sur son cercle d'insertion. Examinée dans une portion d'intestin moyen fraîchement disséqué, elle apparaît comme un tube cylindrique, rigoureusement continu, à l'intérieur duquel les matières alimentaires absorbées par la larve forment une masse noirâtre plus

ou moins concrétionnée. Lorsque les concrétions ne remplissent pas exactement le tube péritrophique, on constate toujours la présence d'un liquide endotrophique jaune-brun. Un examen superficiel de la membrane laisse l'impression qu'elle est double (Miss PHILLIPS). Cependant, en observant attentivement, et surtout en multipliant les observations, on se rend compte que les deux membranes élémentaires sont toujours rigoureusement parallèles, à l'écartement d'environ 15 μ, *même dans les régions plissées du boyau*. De plus, on ne voit jamais de corps étranger animé de mouvement brownien dans l'espace régulier compris entre les membranes que, par ailleurs, nous n'avons réussi à disjoindre par aucun procédé mécanique ou chimique. Nous admettons par conséquent que la membrane péritrophique des larves de Chironome est unique, épaisse de 15 μ; elle est molle et semble renfermer beaucoup d'eau, de sorte que sa face externe peut, dans quelques cas, se trouver légérement plissée tandis que sa face interne reste tendue et rectiligne. Toutefois, elle n'acquiert son épaisseur qu'après avoir quitté la bague chitineuse de la valvule, au moment où elle devient libre dans la lumière de l'intestin moyen. La dissection nous a donc mis en présence d'une disposition inverse de celle que signalait VIGNON: elle nous a montré une membrane d'abord excessivement mince à l'intérieur de la cavité périvalvulaire, mais qui s'épaissit à la sortie du proventricule comme si elle devenait, à ce niveau, le siège d'une importante hydratation. Traitée par l'alcool, elle perd son eau de constitution, se réduit en épaisseur et laisse alors l'impression d'une membrane simple. Elle perd en même temps sa souplesse et se brise facilement. L'acide sulfurique concentré la réduit, à froid, à une mince pellicule tout à fait comparable à la portion intraventriculaire.

Ajoutons que l'adhérence de la membrane à la bague chitineuse semble encore augmentée par la présence, à la surface de cette bague, de fines stries longitudinales qui n'apparaissent qu'après extirpation de la membrane.

B) *Coupes longitudinales* (fig. 53). — L'œsophage conserve sa structure normale jusqu'à l'extrémité du repli stomodéal, où il s'évase en entonnoir. C'est à ce niveau que l'assise musculaire

atteint son maximum de puissance. L'intima en est grossièrement plissée. La portion réfléchie, au contraire, n'est représentée que par deux membranes: l'une interne délimitant le sinus vasculaire

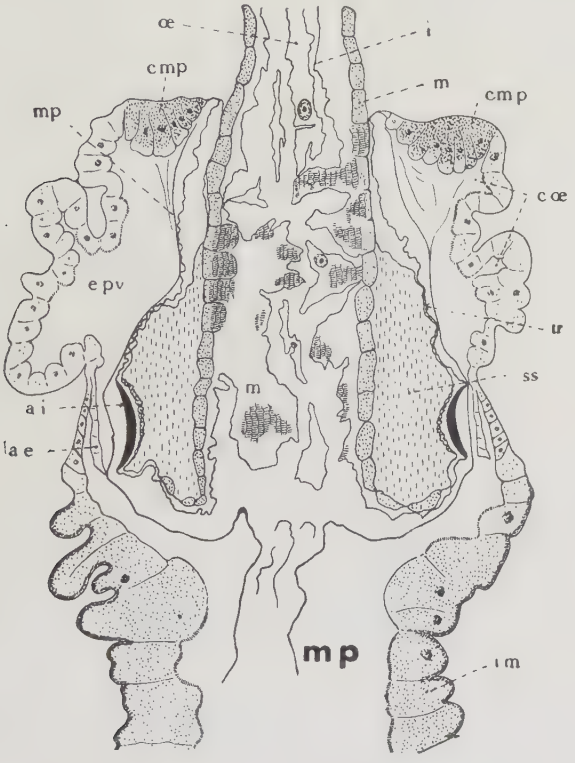

Fig. 53

Larve de *Chironomus plumosus*. — Coupe longitudinale schématique du proventricule. — *i*, intima œsophagienne avec musculaire *m*; C*œ*, cæcums proventriculaires; *ss*, sinus sanguin; *ai*, anneau chitineux interne; *ae*, anneau externe; *ir*, intima réfléchie; *epv*, espace périvalvulaire; C*mp*, cellules-mères de la péritrophique.

et qui prolonge l'épithélium œsophagien; l'autre externe, superposée à la précédente et qui prolonge l'intima. L'anneau chitineux est épais de 20 μ environ, très fuchsinophile. Sa concavité est tournée vers l'extérieur, alors que sur le frais c'était le contraire: celle inversion de coubure n'est que la conséquence de

la déshydratation due aux agents fixateurs. Les deux membranes cheminent en direction du cul-de-sac proventriculaire, mais elles se séparent avant de l'avoir atteint. L'intima se poursuit jusqu'au fond du proventricule et se termine à l'endroit précis où débute l'épithélium de l'intestin moyen. Là se place un massif de cellules génératrices de la membrane péritrophique. Chaque section

Fig. 54
Chironomus plumosus, larve. — Coupe longitudinale intéressant l'espace périvalvulaire, où l'on distingue la péritrophique (rectiligne) très mince. — E*p,* paroi proventriculaire; I, intima réfléchie; E, épithélium œsophagien réfléchi; S, sinus intravalvulaire (× 250).

de ce massif montre 6 à 10 cellules à protoplasme granuleux, fortement hématéiphile, pourvues d'une bordure en brosse, tout à fait homologues de celles que nous retrouverons à la même place chez les Drosophiles adultes. Les noyaux sont arrondis, centraux ou sub-centraux; leur nucléoplasme relativement clair est entouré d'une couronne de grains fortement teintés. Tandis que le cytoplasme de ces cellules est dense et granuleux, la région qui supporte le plateau strié est au contraire transparente, faiblement colorée et représente une sorte de sécrétion visqueuse

qui finit par se répandre dans la lumière du proventricule et se moule en quelque sorte sur l'intima réfléchie adjacente pour constituer une fine membrane. Une fois constituée, la péritrophique glisse sur l'intima avec laquelle elle se confond partiellement la plupart du temps. Nous croyons utile, en conséquence, d'attirer l'attention sur l'une de nos microphotographies (fig. 54) qui montre ces formations séparées avec leurs caractères propres. Puis la péritrophique s'engage dans le passage rétréci que Vignon appelle le laminoir. Quant aux cellules des cæcums, elles ne fixent pas l'hémalun comme les cellules-mères de la péritrophique; elles possèdent une bordure fine et très nette. Au niveau de la bague externe, elles s'aplatissent, deviennent plus petites et se colorent assez fortement en violet: la bague apparaît comme une simple délamination de l'épithélium, complètement lisse sur sa face interne, plus ou moins irrégulièrement dentée sur sa face externe; son épaisseur augmente de la base au sommet; elle prend l'éosine.

Discussion de l'hypothèse de Vignon et Conclusions

Vignon admet que la péritrophique, sécrétée à l'état de masse visqueuse dans la cavité périvalvulaire, est, au contraire, parfaitement calibrée lorsqu'elle s'échappe du proventricule. Or, nos recherches sur le frais nous ont prouvé que la membrane mince est déjà constituée *en amont* de cet appareil; de plus, nous reproduisons la microphotographie d'une coupe intéressant l'épaississement interne préalablement disséqué (fig. 55): on constate que l'épaisseur de la péritrophique reste invariable en face des bagues et même qu'elle augmente légèrement après les avoir quittées. Cette double constatation suffirait pour éliminer l'hypothèse d'un laminage. Si l'on s'appuie, pour raisonner, uniquement sur la morphologie du proventricule, on arrive *a priori* aux mêmes conclusions. Il est à remarquer, en effet, que les pièces du laminoir, bien que disposées en regard l'une de l'autre à l'état de repos sont de consistance bien différente et surtout qu'elles ne restent pas fixes l'une par rapport à l'autre, ce qui est la condition essentielle de tout laminage. La pièce interne est relativement indéformable, mais elle obéit secondairement à tous les

mouvements de la valvule; de même la pièce externe est solidaire des contractions de la paroi intestinale dont le rythme est différent. Un laminage dans de telles conditions n'aboutirait qu'à la production d'une membrane d'épaisseur très inégale. Cette hypothèse séduisante nous paraît donc mal cadrer avec les données que fournit l'étude morphologique du proventricule.

La collerette externe joue vraisemblablement le rôle d'une

Fig. 55
Larve de *Chironomus plumosus*. — Microphotographie de la bague interne *ai*. — *e*, épithélium antérieur réfléchi; *ss*, sinus sanguin (× 310).

valve circulaire interdisant l'accès du proventricule aux liquides de l'espace péritrophique, mais laissant passer par contre la production membraneuse ainsi que les sécrétions de la paroi et des cæcums, sur la nature et la fonction desquels il semble difficile de se prononcer.

Il convient aussi de se souvenir que le tube péritrophique est rigoureusement calibré chez les larves des Culicides, bien que la bague externe fasse dans ce cas complètement défaut.

Nous devons faire état, en passant, de l'opinion soutenue récemment par Wigglesworth (1929-30) à propos des Glossi-

nes et suivant laquelle la sécrétion visqueuse se trouve simplement serrée entre la valvule et la paroi proventriculaire; chez les larves de Moustiques, le rendement mécanique de cette presse serait particulièrement élevé en raison de l'extrême différenciation des cellules-mères et de la turgescence des sinus sanguins. Cette hypothèse ayant été appliquée par son auteur aux groupes d'Insectes les plus variés, nous l'examinerons de préférence dans nos conclusions générales; pour nous en tenir au cas particulier du Chironome, nous ferons observer qu'elle n'ajoute rien à l'hypothèse de VIGNON; dans tous les cas, on est en droit d'affirmer que l'armature interne, qui est inextensible, ne saurait obéir au jeu des sinus sanguins.

En résumé, le proventricule représente, chez la larve de *Chironomus,* un organe spécialement adapté à la production de la membrane péritrophique et parvenu, si l'on veut, à son maximum de différenciation. La membrane découle d'un groupe de cellules appartenant à la région la plus antérieure de la paroi proventriculaire (intestin moyen) dont la sécrétion visqueuse se répand dans l'espace périvalvulaire et se moule *immédiatement* par adhérence sur l'intima réfléchie du repli stomodéal. L'épaississement chitineux annulaire sous-tend exactement la membrane mince ainsi formée qui, de là, devient libre dans la lumière du mésenteron; c'est lui qui *impose au tube péritrophique son calibre normal.* Quant à la membrane proprement dite, elle paraît être, dès sa sortie de la chambre proventriculaire, le siège d'une hydratation qui augmente considérablement son épaisseur et l'amène à sa valeur définitive.

A la région malpighienne fait suite un jejunum musculeux à parois minces. La structure de l'intestin postérieur n'est pas sans rappeler celle de l'œsophage. La péritrophique franchit la valvule pylorique, sorte de bourrelet circulaire; on la voit flotter, plissée longitudinalement, dans le jejunum; mais elle ne semble pas dépasser cette région, où elle est détruite mécaniquement.

Etude d'un type de Tanypodidae. — Larve de *Tanypus* sp., d'après les coupes longitudinales (fig. 56).

Le proventricule de la larve de *Tanypus* est loin de présenter la même complication que celui de *Chironomus.* La partie anté-

rieure arrondie du mésenteron est séparée du reste de l'intestin par une simple dépression circulaire. La valvule œsophagienne est très évasée à sa partie terminale. Comme toujours, la couche musculaire fait défaut à la paroi réfléchie et cette dernière se trouve réduite ici à un épithélium très mince, doublé extérieure-

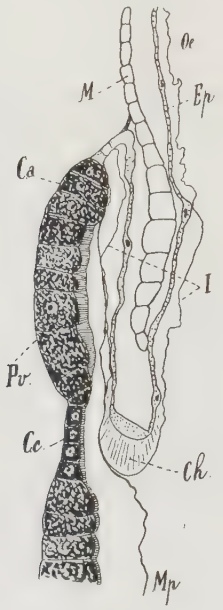

Fig. 56
Larve de *Tanypus* sp. — Demi-coupe longitudinale schématique du proventricule. — E*p*, épithélium antérieur ; I, son intima directe puis réfléchie, et M, sa musculaire ; C*h*, épaississement annulaire chitineux de la valvule ; P*v*, paroi du proventricule ; C*a*, anneau de cellules antérieures ; C*c*, cellules du col.

ment par une intima chitineuse qui se termine au fond du cul-de-sac proventriculaire. Cette double paroi délimite un vaste sinus sanguin circulaire. Le bord libre de l'évasement est marqué par un fort épaississement de l'intima chitineuse; ce bourrelet ne prend pas les colorants et possède une structure radiaire fibrillaire très accentuée. Il correspond à un épaississement notable de l'épithélium sous-jacent.

La paroi du proventricule est formée d'une simple assise de cellules régulières et ne comporte ni cæcums, ni digitations externes; le cytoplasme des cellules est finement granuleux et se colore en violet plus ou moins foncé, sauf à deux niveaux différents : 1° Les premières cellules de la paroi, qui sont de plus grande taille, prennent fortement l'hémalun et peuvent être considérées comme les homologues des cellules-mères de la péritrophique du Chironome; 2° La région amincie qui correspond à la dépression circulaire dont nous avons parlé est constituée par un petit nombre de cellules de faible taille (cinq ou six) qui se colorent également en violet foncé. Cet anneau correspond morphologiquement à celui que nous avons signalé chez le Chironome, mais ne comporte pas de bague externe. A l'état normal, le bord évasé du repli stomodéal vient épouser la concavité intérieure de cette dépression, déterminant ainsi l'occlusion de la chambre périvalvulaire. Les cellules de la paroi possèdent une bordure en brosse homogène, d'une hauteur moyenne de 10 μ, dont les cils sont fréquemment dissociés pour livrer passage à de grosses gouttes de sécrétion incolores. La bordure est moins élevée et plus clairsemée au niveau de la dépression.

La péritrophique apparaît dès la chambre proventriculaire sous forme d'une membrane extrêmement fine qui primitivement flotte sur le plateau strié des cellules-mères et qui suit, de là, l'intima valvulaire réfléchie dont on a parfois quelque peine à la séparer. En général, cependant, le profil de l'intima est plus ou moins plissé, celui de la péritrophique, au contraire, nettement rectiligne(1). La membrane contourne le bord chitineux de l'évasement valvulaire, puis devient libre dans la lumière de l'intestin.

Ici encore, la péritrophique se constitue en chambre close et s'échappe par une fente circulaire; la présence d'un anneau pariétal de cellules différenciées suggère — comme d'ailleurs dans le cas du Chironome — l'idée d'une sécrétion additionnelle venant peut-être renforcer la membrane à la manière d'un vernis.

Passant à présent au groupe des *Ceratopogoninae,* nous citerons le travail de SAUNDERS (1924) sur la larve de *Forcipomyia.*

(1) Ces caractères sont également très apparents chez la larve du Chironome (fig. 54).

L'auteur décrit rapidement le cardia (proventricule) dont la paroi mince est formée de cellules en croissant fortement teintées qui se redressent en augmentant de dimensions lorsqu'elles passent à la cellule typique de l'intestin moyen. « The usual peritrophic membran occurs within the mesenteron enclosing the food ». La coupe longitudinale du proventricule montre bien la membrane en place, mais ne nous renseigne pas sur son origine.

Recherches personnelles sur les larves de Ceratopogoninae g. à l'état frais. — Chez les larves de *Ceratopogoninae* que nous avons examinées, il existe une région proventriculaire distincte; on observe par transparence un repli stomodéal long d'environ 220 μ, qui semble se continuer directement par le tube péritrophique bourré d'ingesta. Ce tube peut décrire quelques circonvolutions à l'intérieur du mésenteron; il franchit sans modification la valvule pylorique, mais ne dépasse pas l'anus. Les excréments ne renferment aucun fragment membraneux.

L'étude du repli a été répétée plusieurs fois en mettant à profit les déformations qu'apporte l'addition progressive des acides forts. On voit ainsi que le feuillet valvulaire réfléchi se compose de deux régions, l'une proximale dont l'intima très épaissie forme une sorte de cylindre rigide et indéformable, légèrement évasé en arrière (fig. 57 B), et une région distale constituée simplement par le rebroussement de l'œsophage (Tr) dans laquelle se prolonge le sinus sanguin traversé par de fines brides conjonctives. C'est le cercle d'évasement du cylindre chitineux qui sous-tend la membrane péritrophique et détermine son calibre. La paroi du proventricule vient ganter exactement le cylindre chitineux et réduit la chambre intérieure à une fente étroite.

La membrane est épaisse et régulière (2 μ), simple, transparente et peu chiffonnée. Elle forme un tube cylindrique dont le calibre (20 μ) déterminé dès le cercle d'évasement reste indépendant de la quantité de nourriture ingérée comme des dimensions de l'intestin moyen. La membrane péritrophique est sans doute encore dans ce cas produite par les cellules de la paroi proventriculaire et se moule sur le cylindre chitineux qui occupe, chez les *Ceratopogon*, la partie proximale du repli stomodéal. Il est impossible sur le vivant, pour des raisons de réfringence, de

distinguer la membrane de son moule; mais les acides opèrent progressivement cette séparation.

En définitive, la chambre proventriculaire des larves de *Ceratopogoninae* se limite au cercle d'évasement qui correspond vraisemblablement à la bague interne de VIGNON et au cercle chitineux des Culicides; la région distale de la valvule flotte pour ainsi dire à l'intérieur du tube péritrophique dans l'intestin et trouverait son homologue dans les apophyses des larves de *Chaoborus*.

Il n'existe pas de bague externe chez la plupart des larves que

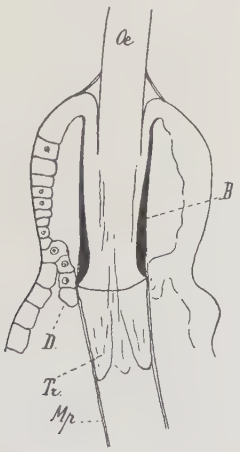

FIG. 57
Ceratopogoninae. — Proventricule dont la paroi montre une tendance à la délamination (bague externe D). — B, cylindre valvulaire rigide; T*r*, rebroussement de l'œsophage.

nous avons étudiées; cependant, nous avons observé, dans certains cas isolés, une *tendance à la délamination* de la paroi proventriculaire, en regard du cercle chitineux.

Famille des Dixidae

Nous avons étudié, sur le frais exclusivement, la larve de *Dixa* sp. qui traîne à sa suite, sortant par l'anus, un long boyau périfécal.

Le proventricule a la forme d'un tronc de cône surélevé, légèrement renflé à la base. En opérant prudemment, on peut mettre

à nu la valvule œsophagienne composée, comme à l'ordinaire, d'un feuillet direct plissé longitudinalement, terminé par un évasement large en forme de collerette à plis fins longitudinaux, et d'un feuillet réfléchi très aminci. Entre les deux existe une lacune annulaire spacieuse traversée par des brides obliques. Une membrane péritrophique coiffe étroitement cet appareil valvulaire. Dans la partie distale du repli, la cuticule réfléchie forme un épaississement annulaire considérable qui s'amincit vers l'avant. Sous l'action ménagée des acides forts, on voit la membrane péritrophique se détacher progressivement de l'intima sur laquelle elle était simplement appliquée; à cet état, elle comprend plusieurs couches superposées, pas encore agrégées. On y reconnait le produit des sécrétions de la paroi proventriculaire déposées successivement sur la valvule. La membrane reste stratifiée jusqu'au niveau de la collerette du cercle terminal chitineux ; là elle acquiert, par agglutination des feuillets, son aspect et son épaisseur. Il est possible, d'ailleurs, d'opérer par la suite la dissociation de la membrane péritrophique par les moyens que nous employons en pareil cas.

La membrane des larves de *Dixa* possède de nombreux points de ressemblance avec celle de nos larves de Culicides. Dans sa partie périvalvulaire. elle est plissée circulairement et les plis sont comme chez *Ecculex,* d'une extrême finesse. A l'intérieur de l'intestin moyen, c'est un boyau rigoureusement cylindrique, aux parois rigides et transparentes, d'une épaisseur moyenne de 2 μ.

L'exemple de la larve de *Dixa* nous semble des plus démonstratifs en ce qui concerne la formation du boyau péritrophique. En amont du bord saillant de la collerette valvulaire (proventricule), la membrane est multiple et plissée; à partir de cette arête, elle devient unique et rigide: nous dirions volontiers que l'arête circulaire agit à la manière d'une lame sur une étoffe plissée lorsque l'étoffe est tirée à frottement dur sur cette lame.

Famille des Cecidomyidae

Nous n'avons pas fait de recherches personnelles sur les larves des Cécidomyides; nous devrons donc nous borner à passer

successivement en revue les principales opinions que fournit à leur sujet une littérature relativement abondante.

Dès 1863, WAGNER signale la présence, dans la totalité de l'intestin (larve de *Cecidomyia*) d'un tube particulier indépendant des parois, qui paraît prendre la place de la muqueuse et qui décrit, dans la région terminale du mésenteron, un grand nombre de tours étroits remplissant presque l'estomac. Chez les jeunes larves, ce tube est incolore et renferme soit des aliments, soit même simplement un liquide de couleur jaune. Plus tard, il brunit, s'épaissit et se durcit. PAGENSTECHER.(1864) retrouve le tube de WAGNER dans les mêmes larves; il le figure et le décrit comme un ensemble d'anses anguleuses en raison de la rigidité de leur contenu, qui occupent toute la cavité stomacale. Pour lui, cette couche hyaline est absolument anhiste; c'est une sécrétion solide due peut-être aux glandes salivaires « ein starres Sekret, vielleicht der erwähnten Speicheldrüsen ».

Bien différente est l'opinion de MECZNIKOFF (1866) qui considère le tube intra-intestinal comme le prolongement de la cuticule interne de l'œsophage; la membrane se ramènerait en définitive à une cuticule anhiste dont le rôle est peut-être de séparer les substances assimilables des excrémentitielles, car il est bourré de cristallisations variées que l'on peut considérer comme des excreta. C'est, en tout cas, « eine lange stark zusammengewundene Röhre ».

Chez les larves de *Miastor,* ainsi que chez toutes les larves pédogénétiques qu'il a examinées, SPRINGER (1917) est parvenu à définir ce remarquable contenu intestinal. De son côté, l'abbé KIEFFER (1900) n'avait jamais constaté l'existence d'un pareil tube interne « pas plus dans le genre *Miastor* que chez les espèces cécidogènes ». Pour SPRINGER, il s'agit sans doute d'une membrane péritrophique manquant totalement à la toute jeune larve (1) mais visible plus tard sous l'aspect d'un simple ruban complètement transparent en relation avec le début du mésenteron et qui, dans la suite, vient accumuler ses boucles dans la région postérieure de l'intestin. Finalement, lorsque tous les

(1) Rappelons que la péritrophique des larves à l'éclosion est d'ordinaire difficile à mettre en évidence sans l'aide de manipulations et de colorations spéciales.

organes des « Mutterlarven » ont été graduellement dissous, le contenu intestinal reste durci et inchangé; on le retrouve bien longtemps après la mort de la larve et la sortie des individus fils.

Une révision plus complète des Cécidomyides amène WEHRMEISTER (1924-25) à tracer une esquisse phylogénétique du groupe, montrant que la membrane péritrophique, présente chez un type primitif (*Heteropeza*), réduite déjà chez *Miastor metraloas,* type plus évolué, fait complètement défaut chez l'*Epidosis* ainsi que chez les Cécidomyies proprement dites. Chez *Heteropeza* sp., le tube membraneux ne semble pas pouvoir tirer son origine de la trompe, étant donné l'incroyable faiblesse du développement de cette dernière; il est visiblement un produit de l'intestin moyen et, plus explicitement, des grandes cellules à boules de sécrétion qui constituent un manchon autour de la trompe. Une observation fortuite, comme il en arrive au cours des dissections, a permis à W. de constater que le contenu de ces cellules possède la propriété spéciale de se solidifier lorsqu'il est mis en liberté. Le tube qui en émane se pelotonne à l'intérieur de l'intestin en boucles fortement comprimées.

Chez la larve de *Miastor,* les choses ne vont pas autrement. Toutefois, pas plus que SPRINGER, W. n'a pu, en raison de la petitesse du matériel, trancher la question de savoir s'il fallait considérer le tube trophique comme un entonnoir ou une péritrophique vraie. Mais il croit que la formation membraneuse, insérée sur la trompe, doit être, comme chez *Heteropeza,* sécrétée par les cellules qui constituent son manchon.

Remarques personnelles. — Il est inutile de dire que nous souscrivons pleinement aux conclusions de WEHRMEISTER relativement à l'origine du tube péritrophique chez les larves d'*Heteropeza* et de *Miastor.* Une membrane sécrétée par la paroi proventriculaire et prenant simplement insertion sur le repli stomodéal, c'est le processus que nous avons observé généralement dans la série des Nématocères.

Tous les auteurs précités insistent sur le fait que le tube interne entasse ses circonvolutions dans la région terminale de l'intestin moyen, au point qu'il devient impossible de distinguer les sinuosités du peloton ainsi formé (WEHRMEISTER). Il existe

donc, chez les larves pédogénétiques des Cécidomyides, comme un *intestin d'accumulation*. Nous voyons dans ce phénomène la conséquence obligée — et par suite la preuve — d'une *sécrétion continue* du tube péritrophique dans la région antérieure.

Famille des Mycetophilidae

Le mémoire le plus important concernant le proventricule des Mycétophilides est celui d'Holmgren (1907) consacré à la larve de *Mycetophila ancyliformans* Holmg., espèce qui se caractérise par la présence d'une coquille. Il existe une poche proventriculaire cylindrique avec invagination assez longue de l'œsophage répondant, du moins dans ses grands traits, au schéma de Vignon. La coupe transversale de cette région montre, en effet, un valvule dont le feuillet réfléchi est constitué par de grandes cellules claires. Toutefois, H. considère ce feuillet comme appartenant à la paroi proventriculaire emboutie; il attire l'attention sur le fait que les cellules claires sont revêtues d'une bordure en brosse particulière et, de plus, d'une quantité de soies droites, de couleur foncée, terminées en pointe et dirigées en arrière. C'est à l'intérieur de cette poche qu'est sécrétée la membrane péritrophique; elle s'en échappe grâce au jeu des soies qui s'implantent (eingreifen) dans la membrane et jouent ainsi le rôle de propulseurs (Vorschieber). La bordure en brosse cesse d'exister au niveau où la péritrophique, devenue libre, abandonne définitivement sa cavité d'origine.

Nous devons insister quelque peu sur les cellules spéciales qui constituent la paroi externe du repli valvulaire, parce que nous retrouverons une formation analogue chez d'autres larves (Syrphides). Les « cellules claires » sont de grande taille et ne prennent pas les colorants; c'est à peine si quelques filaments ténus ou quelques granulations apparaissent à l'hématoxyline ferrique. Pantel (1898) qui les rencontre chez la larve d'un Tachinide parasite, *Thrixion Halidayanum* Rond., les tient pour des formations « knorpelartig » et les compare à la chorde dorsale des Vertébrés. Mais Holmgren ne croit pas à une consistance spéciale de leur protoplasme et les considère plutôt comme des cellules à l'état de turgescence. Remarquons en passant que s'il

en était ainsi, les cellules claires ne manqueraient pas de se ratatiner sous l'action des fixateurs. D'autre part, bien que nous ne mettions nullement en doute la réalité des observations d'HOLMGREN, nous trouvons surprenant que les cellules de la base du repli valvulaire, qui possèdent un plateau strié, puissent être en même temps des cellules claires; cette disposition, en effet, vient infirmer tout ce que nous savons des larves des Diptères. Mais, s'il en est réellement ainsi, et si nous cherchons à interpréter la fig. 33 (pl. III) du mémoire, le repli valvulaire doit en réalité se composer de deux tissus d'origine différente: le tissu de la région basilaire qui serait le prolongement de l'épithélium embouti du mésenteron, et celui de la région terminale (partie dégénérée de HOLMGREN) qui représente le rebroussement de l'œsophage suivant le schéma habituel. A la limite de ces deux plages, qui marque en même temps la limite postérieure du proventricule, la péritrophique devient libre.

Remarquons, pour terminer, que si H. s'est assez longuement étendu sur les cellules dont le rôle, de second plan, peut être d'assurer la progression de la péritrophique, il ne dit pas explicitement de quel massif cellulaire elle tire son origine.

Plus récemment, R. SCHULTZE, parlant au nom de l'Ecole de Greifswald, a décrit la larve de *Fungivora* sp. L'intestin de cette larve est dépourvu de musculature et parcouru dans toute sa longueur par un tube cylindrique isodiamétrique littéralement bourré de matières alimentaires. Tout comme le tube de *Rhyphus fenestralis* décrit par MAX MÜLLER, c'est une simple production de l'intestin antérieur, résistant aux hypochlorites (Trichter). Les aliments s'entassent dans le tube comme chez *Rhyphus* ; toutefois, dans ce dernier cas, il s'agit d'une véritable « Wurstmachine »; chez *Fungivora,* SCHULTZE parle d'un « Stopfapparat ». Là est la nuance. Un processus diamétralement opposé a cependant été observé par SCHMITZ chez des larves de *Polylepta leptogaster* vivant en captivité !

Quant à l'évacuation du boyau lui-même, elle ne pourrait être assurée que par les contractions de la région terminale de l'intestin moyen qui est très musculeuse; mais rien, en somme, ne vient prouver la régénération du Trichter par la partie antérieure.

Recherches personnelles sur la larve de Platyura marginata Meigen. — Les larves de *Platyura* sont des larves fongivores de 2,5 à 3 cm. Nous les avons rencontrées en grandes quantités dans le mycelium de *Clytocybe geotropa* B., allongées à l'intérieur d'un fourreau glaireux dont la charpente est sans doute un produit de sécrétion des glandes salivaires de la larve et à l'intérieur duquel elles de déplacent rapidement, par saccades, dans les deux sens.

A) *Etude sur le frais.* — Il existe un œsophage allongé, une paire de longues glandes salivaires transparentes relativement volumineuses. La masse alimentaire communique à l'intestin moyen une teinte d'un brun rouge. La région pylorique est jalonnée par la naissance de deux paires de tubes de MALPIGHI, dont l'une se dirige en avant et l'autre en arrière. Une région rétrécie, allongée, claire et transparente, musculeuse, le jejunum, conduit à l'intestin postérieur.

L'œsophage s'emboutit comme d'habitude dans la partie antérieure de l'intestin moyen pour former un repli stomodéal qui sert de support au boyau péritrophique; ce dernier s'étend sur toute la longueur du mésenteron, se poursuit en s'effilant à travers le jejunum et atteint l'intestin postérieur où on le perd de vue; le bol fécal est dépourvu de toute enveloppe protectrice.

Repli stomodéal (fig. 58). — On le distingue par transparence au travers de la paroi intestinale. Son feuillet interne est le prolongement non modifié de l'œsophage. Il s'évase en pavillon à bord plus ou moins festonné. La paroi réfléchie est mince et transparente, réfringente, et ne se laisse pas mouiller. Son intima est découpée en un certain nombre de petits mamelons juxtaposés et hérissés de courtes pointes dirigées en arrière. Deux troncs trachéens valvulaires longitudinaux se voient par transparence. Entre les deux feuillets circule un liquide clair décelé par le mouvement des corps figurés qu'il renferme. Il y a là une lacune sanguine à parois largement anastomosées, dont la turgescence peut communiquer à la valvule une certaine rigidité; à la dissection, le caractère le plus frappant de cette dernière est d'être au contraire complètement molle. Elle peut être suspendue

suivant l'axe de l'intestin, mais, le plus souvent, particulièrement dans l'état de réplétion du mésenteron, elle est plus ou moins repliée sur elle-même et adossée à l'une des parois intestinales. Le bord festonné, bien que possédant une consistance relative-

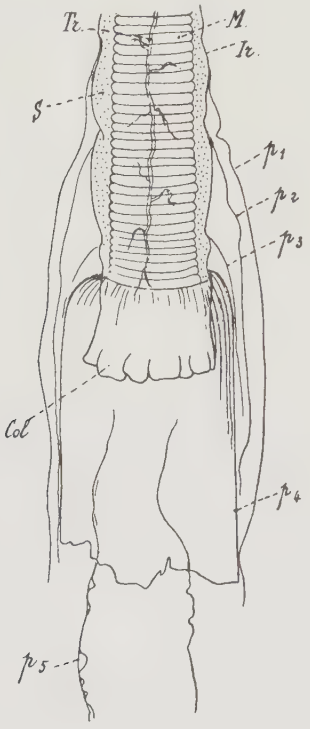

Fig. 58

Larve de *Platyura marginata*. — Repli stomodal disséqué. — M, musculaire œsophagienne; T*r*, tronc trachéen ramifié; C*ol*, collerette chitineuse; *s*, sinus sanguin intravalvulaire; I*r*, intima réfléchie; p_1 à p_5, péritrophiques successives.

ment ferme, n'a cependant rien de comparable à l'anneau interne des Chironomides et des Culicides. De même, comme la paroi intestinale, tapissée de fines gouttelettes de sécrétion, ne paraît subir qu'une insignifiante différenciation, il est difficile de parler ici d'un proventricule parfaitement individualisé.

Tube péritrophique. — La masse alimentaire est entourée de plusieurs membranes assez difficiles à débrouiller à l'intérieur du mésenteron, mais qui se distinguent beaucoup plus nettement au niveau du repli stomodéal sur lequel elles viennent toutes s'appuyer, les plus internes coiffant simplement le pavillon festonné, les autres prenant leur insertion de plus en plus près de la base du repli. La plus externe engaîne le repli tout entier, depuis sa base, mais adhère la plupart du temps à la paroi épithéliale.

L'aspect de ces membranes superposées est celui de membranes molles peu résistantes à la traction et se débitant en fragments avec la plus grande facilité. Elles se dissolvent instantanément si l'on ajoute au liquide de la préparation une goutte de $SO^4 H^2$ à 66°. Leur nombre n'est pas constant ; nous avons pu en distinguer sans peine jusqu'à six. Dans le cas où l'une d'elles paraît plus épaisse que les autres, il est facile de prouver qu'elle résulte de l'accolement de deux ou de plusieurs membranes élémentaires (p4, fig. 58). Le tube péritrophique décrit quelques sinuosités à l'intérieur de l'intestin; le chyme visqueux de couleur jaune qui remplit l'espace péritrophique peut remonter jusqu'à la pointe antérieure du mésenteron, ce qui ne serait pas possible dans le cas d'un proventricule *s. str.* Mais, si la région antérieure de l'intestin moyen ne semble pas, en l'absence d'un espace périvalvulaire clos, correspondre rigoureusement à un proventricule, il n'en reste pas moins vrai que dans son ensemble le repli stomodéal est comparable à la valvule typique des Nématocères. Sur le vivant, cette valvule doit sa rigidité à la turgescence du sinus sanguin; elle fixe, à cet état, les péritrophiques élémentaires en un tube dont l'évasement de la collerette détermine le calibre.

B) *Coupes transversales et longitudinales.* — L'étude histologique vient confirmer les notions précédemment acquises. La gaîne de fibres circulaires du repli stomodéal est particulièrement développée, disposition qui explique la permanence des contractions péristaltiques tout le long de la trompe. Le feuillet réfléchi se réduit à une très faible assise épithéliale de cellules indistinctes à noyaux épars, surmontée d'une cuticule épaisse

(épaisseur de l'épithélium: 6 μ; de la cuticule: 3 μ). Le sinus sanguin intravalvulaire est largement développé. Il existe même, en dedans de la zone contractile, une lacune circulaire qui semble bien se prolonger dans l'œsophage. Ces sinus apparaissent, sur les coupes, remplies d'un fin coagulum homogène éosinophile.

A la base du repli valvulaire, un sillon étroit, qui peut atteindre la basale, sépare les formations d'origine stomodéale de l'épithélium de l'intestin moyen. La structure de la région proventriculaire est quelque peu différente de celle du reste de l'intestin; un bourrelet circulaire, visible sur le vivant, marque la limite entre ces deux régions et en même temps jalonne approximativement la limite d'extension de la trompe. La paroi antérieure est formée de cellules prismatiques avec petites cellules basilaires de remplacement. Le protoplasme, grossièrement granuleux et hématéiphile, possède une tendance à se dissocier en traînées suivant la longueur de la cellule. Au niveau du tiers basal de l'élément existe un noyau de petite taille renfermant un granule central coloré en rouge clair entouré d'un cercle de grains de chromatine. Une épaisse couche éosinophile surmonte ces cellules et les borde en dedans: son épaisseur atteint environ la moitié de la hauteur de la cellule. C'est une bordure en brosse dans laquelle on reconnaît de fins stéréocils plus ou moins empâtés. De grosses vacuoles claires existent souvent dans le cytoplasme et aussi dans l'épaisseur de la bordure. C'est de la face libre de ces cellules que s'élèvent les différentes membranes péritrophiques dont il sera question plus loin. Quant aux cellules banales de l'intestin moyen, elles se montrent moins franchement hématéiphiles; leur noyau, comparable à celui des cellules antérieures, tranche nettement sur un cytoplasme finement granuleux; leur bordure en brosse n'est pas aussi puissamment développée.

Les membranes péritrophiques. — La larve de *Platyura* au troisième stade possède un complexe de membranes péritrophiques superposées formant autant de sacs concentriques. Ces membranes, noyées dans une sorte de coagulum colorable, peuvent être cependant distinguées les unes des autres, notamment dans la région antérieure de l'intestin. A la sortie de l'espace

périvalvulaire, on n'en distingue guère que deux ou trois; plus loin, il n'en subsiste plus qu'une seule qui endigue le bol alimentaire et dont la structure, feuilletée par places, rappelle son origine complexe. Mais, dans la cavité périvalvulaire même, on peut observer à la fois une demi-douzaine de membranes plus ou moins sinueuses (fig. 59), dont la plus interne se différencie

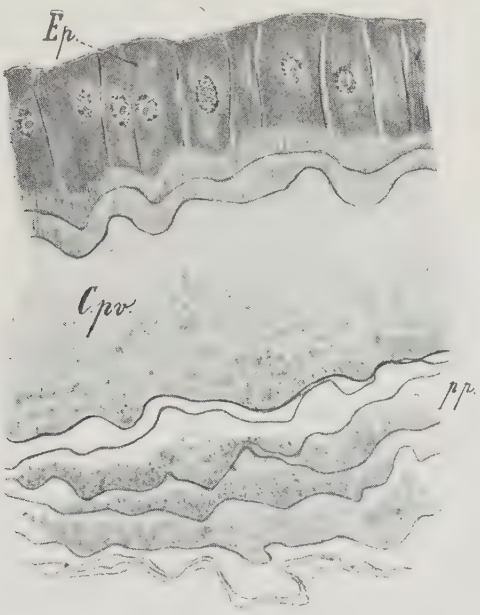

Fig. 59
Larve de *Platyura marginata*. — Fragment d'une coupe transversale à travers le proventricule. — E*p*, paroi proventriculaire; C*pv*, cavité périvalvulaire; *pp*, péritrophiques successives.

nettement de l'intima réfléchie mais qui, à l'exception de la plus extérieure, s'appuient toutes, à des niveaux différents, sur la valvule, les plus internes étant plus rapprochées du pavillon. Nous n'avons jamais observé la moindre continuité entre les membranes et l'intima. Quant à la membrane enveloppante, par contre, elle est toujours en relation étroite avec la bordure épaisse que nous avons signalée à ce niveau et dont elle se détache manifestement (fig. 60). Les sections transversales en série démon-

trent clairement cette origine. Toutes ces membranes, d'abord séparées, se rapprochent considérablement les unes des autres au voisinage de la collerette. Si leur nombre semble diminuer progressivement, c'est d'abord parce qu'il peut y avoir soudure, même précoce, de deux ou de plusieurs d'entre elles, ce qui pro-

Fig. 60
Larve de *Platyura marginata*. — Rapports de la péritrophique externe avec la paroi proventriculaire (Microphot. × 290).

voque des irrégularités d'épaisseur assez déconcertantes à première vue; ensuite parce que les membranes internes, qui glissent à frottement sur la valvule, s'usent constamment, se trouvent, de plus, fréquemment dilacérées et éliminées en même temps que la masse intestinale. Nous avons pu constater avec certitude cette élimination en dépit de la confusion due à la présence, dans le contenu intestinal, de longs filaments mycéliens. Au delà du bour-

relet qui représente la terminaison morphologique du pseudo-ventricule, on ne voit plus qu'une seule membrane.

Essai d'interprétation des faits. — La région fundique du proventricule ne possède aucun massif différencié auquel on puisse attribuer la sécrétion d'une membrane. Dans ces conditions, nous admettons que la péritrophique élémentaire résulte d'une *délamination de l'épithélium;* seule, la plus externe de ces membranes peut être, au moins dans sa région antérieure, observée en relation directe avec l'épithélium formateur. Les précédentes ont dû, au fur et à mesure de leur formation, se mouler comme d'habitude sur la valvule turgescente qu'elles enserraient étroitement dès sa base; entraînés par la progression des aliments, sous une pression sans doute considérable, les tubes péritrophiques ont glissé le long de la valvule, dont le calibre va en augmentant légèrement, et se sont trouvés retenus plus ou moins longtemps par le pavillon qu'ils ne peuvent franchir sans déchirure. C'est à ce niveau que se produisent les soudures entre membranes voisines. Vraisemblablement, chez la larve de *Platyura,* l'espace périvalvulaire est loin d'être réduit à une étroite fente circulaire; de plus, le proventricule n'étant pas clos, il est naturel de constater, entre la péritrophique interne et la valvule, la présence de débris alimentaires.

Le processus intime de délamination n'a pu être suivi ; il semble, d'après l'allure des coupes longitudinales, se rapprocher de celui que nous avons déjà plusieurs fois indiqué. La tendance du cytoplasme à la striation, de même que la superposition des bordures, très apparente dans certains cas (fig. 59), sont pour nous des indices de la fréquence des poussées dont le résultat est à chaque fois la production d'une péritrophique élémentaire.

Il nous semble utile d'insister, en terminant, sur le fait que les péritrophiques de la larve de *Platyura,* qui sont des péritrophiques de délamination, sont entièrement solubles dans l'acide sulfurique à l'inverse des membranes observées jusqu'ici chez les Diptères à proventricule *s. str.*

Famille des Blepharoceridae

Nous ne possédons pas sur le tube digestif des Blépharocérides de documents antérieurs à nos propres recherches sur la larve de *Liponeura* sp.

A) *Sur le frais.* — A la suite d'un œsophage très court se présente un proventricule globuleux, subsphérique, qu'une légère dépression sépare de l'intestin moyen. Ce dernier se compose de

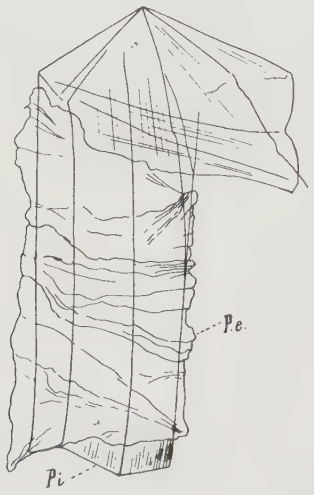

FIG. 61
Larve de *Liponeura* sp. — Les deux péritrophiques, interne (*pi*) et externe (*pe*)

deux régions bien distinctes: l'une antérieure qui débute au col du proventricule et conduit, en s'élargissant progressivement, à la région postérieure, véritable poche stomacale à l'intérieur de laquelle on voit par transparence, dans sa péritrophique, le bol alimentaire (particules végétales, diatomées dans un liquide jaune-verdâtre). Des 5 tubes de MALPIGHI, 3 semblent destinés à la région antérieure du corps, et 2 à la région postérieure. A la suite d'un jejunum contractile vient l'intestin terminal.

On distingue par transparence à l'intérieur du proventricule un repli stomodéal qui réalise le schéma habituel; il existe un pavillon terminal à bords tranchants. Le feuillet chitineux réflé-

chi est épais et réfringent. De là s'échappe un long boyau péritrophique transparent, régulièrement cylindrique, à parois relativement consistantes, qui rappelle à première vue celui de la larve d'*Ecculex*, mais qui se résout, au microscope, en un ensemble de deux membranes superposées, l'une interne aux formes plus ou moins régulièrement géométriques, *rigide;* l'autre externe, *chiffonnée,* entourant étroitement la première à la manière d'un linge fin mouillé (fig. 61).

Il est difficile, sur le frais, de préciser les rapports du tube péritrophique avec le repli stomodéal, car il s'en détache avec la plus grande facilité, ce qui exclut néanmoins d'emblée l'hypothèse d'un « entonnoir ». Postérieurement, le boyau s'engage dans la constriction malpighienne qu'il franchit pour gagner l'intestin terminal.

B) *Sur coupes.* — Les coupes, longitudinales ou transversales, ont été exécutées *in toto.* Elles montrent un proventricule peu spécialisé. La valvule est subcylindrique, avec une assise de fibres circulaires ; l'espace annulaire relativement considérable qui sépare les deux feuillets est occupé par un vaste sinus sanguin à brides conjonctives radiales. Après un sillon profond débute l'épithélium moyen pourvu d'une épaisse bordure de laquelle on voit s'élever la péritrophique interne. Cette dernière se trouve renforcée par l'apport de délaminations qui ont lieu sur toute la longueur de l'intestin moyen et dont l'ensemble constitue vraisemblablement la péritrophique externe. L'épithélium moyen est formé de cellules cubiques, à cytoplasme grossièrement granuleux fixant fortement l'hématoxyline; la bordure en brosse mesure dans cette région le 1/5 environ — parfois la moitié — de la hauteur de la cellule.

Famille des Orphnephilidae

Nous exposerons le résultat de nos observations rapides, sur le frais seulement, relatives à la larve d'*Orphnephila* sp.

Le proventricule est ici remarquablement allongé, grêle et transparent. Le mésenteron est parcouru par un boyau de teinte foncée qui rappelle celui des Culicides. Le jejunum contractile

est toujours vide, l'intestin terminal bourré de déchets concrétionnés; la larve ne traîne pas de boyau fécal.

Nous n'avons rien de particulier à dire de la structure du repli stomodéal; il se termine par une collerette chitineuse et, vers le milieu du feuillet réfléchi, un sillon circulaire semble marquer la limite de la région correspondant morphologiquement à une bague interne. Il existe un sinus valvulaire normal.

La membrane péritrophique forme un sac, mieux un tube cylindrique absolument droit (tube de verre) suivant l'axe de l'intestin qui ne comporte lui-même, tout comme chez les Culicides, aucune circonvolution. L'espace péritrophique est occupé par une substance brunâtre de consistance gélatineuse. Le tube alimentaire semble comprimé sur lui-même en quelque sorte à la manière d'un ressort; en effet, dans les cas où l'épithélium intestinal vient à se trouver rompu, il subit une élongation égale au double environ de sa dimension primitive. Sa progression doit être lente; les contractions du jejunum suffisent à le désagréger et c'est à l'état fragmentaire qu'on le retrouve autour des boules fécales dans le proctodéum.

En définitive, il s'agit encore, dans le cas des larves des Orphnéphilides, d'une sécrétion visqueuse de la paroi proventriculaire et d'un véritable calibrage sur la valvule œsophagienne qui joue le rôle de moule interne.

Famille des Simuliidae

Nous n'avons pas réussi à nous procurer de documents concernant la membrane péritrophique des Simulies; nous exposerons donc simplement le résultat de nos recherches personnelles sur la larve de *Simulium ornatum* Meig. (coupes longitudinales).

Il existe chez cette larve un proventricule arrondi en dôme, logé dans une légère dépression antérieure de l'intestin moyen qui possède à ce niveau cinq expansions rappelant les cæcums de la larve d'*Ecculex*. Le repli stomodéal, dont le diamètre est considérable relativement à sa longueur, comprend: une portion directe, fortement musculeuse (1) légérement dilatée en pavillon

(1) Les cellules de l'assise musculaire semblent bien appartenir au type *musculo-épithélial* incomplètement différencié que l'on observe chez les Néma-

à son extrémité libre, et une portion réfléchie dont la partie distale est recouverte d'une épaisse couche de chitine à laquelle elle doit une certaine rigidité. Le grand cercle du pavillon supporte plusieurs rangs d'ornements chitineux flabelliformes, formés chacun d'une dizaine de pointes divergentes vers l'arrière (fig. 64)

Fig. 62

Larve de *Simulium ornatum*. — Bord externe du repli stomodéal. — E_1, épithélium stomodéal direct; E_2, épithélium réfléchi; E_3, paroi du proventricule; E_4, épithélium banal de l'intestin moyen; *pp*, ornements flabelliformes de la valvule; M, musculaire œsophagienne avec cellules terminales musculo-épithéliales *Cm*.

et longues d'environ 35 μ. Signalons en passant l'existence d'un sinus vasculaire à tractus.

Un tube membraneux cylindrique rigide, parfaitement calibré (diamètre moyen 450 μ; épaisseur de la membrane 2 à 3 μ)

---

todes Polymyaires (*Ascaris, Filaria...*); ce sont des cellules dont la majeure partie du cytoplasme reste granuleuse, coupée de fines travées et renferme le noyau volumineux, tandis que la face externe se trouve différenciée en fibrilles musculaires très apparentes particulièrement sur les coupes tangentielles. (Fig. 62, Cm.).

FIG. 63
Simulium sp., larve. — Coupe longitudinale du proventricule (× 140)

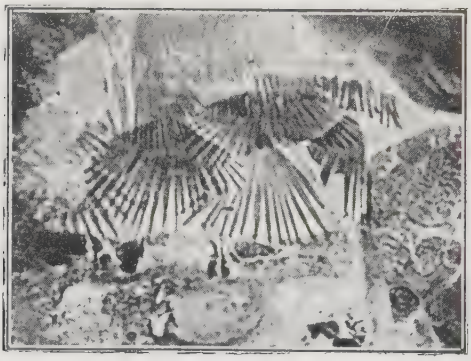

FIG. 64
Larve de *Simulium ornatum*. — Ornements chitineux flabelliformes qui garnissent le bord externe du repli stomodéal (Microphot., × 370).

s'échappe du proventricule par l'isthme de sortie, tout en adhérant étroitement au cercle chitineux, mais sans subir de dégradations de la part des expansions flabelliformes (fig. 65). Il est complètement rempli d'une masse alimentaire noirâtre. Au premier examen, ce tube paraît simple; mais, à un fort grossissement, on se rend compte qu'il est composé d'un certain nombre

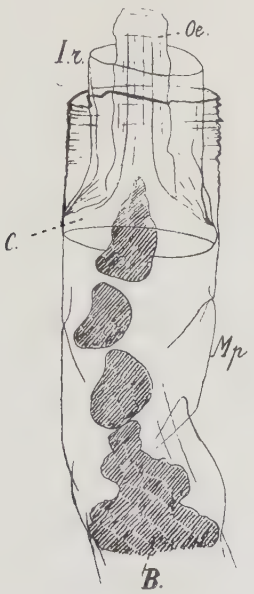

Fig. 65
Larve de *Simulium ornatum*. — Croquis du repli stomodéal et de la partie antérieure du tube péritrophique. — C, évasement chitineux de la valvule; Ir, intima réfléchie; B, concrétions alimentaires.

de membranes élémentaires superposées, bien visibles dans la région périvalvulaire. Il résiste à l'action dissolvante des acides forts ($SO^4 H^2$). La péritrophique est ici encore en relation directe avec la bordure en brosse particulièrement développée de la paroi proventriculaire dont les cellules se distinguent de celles de l'intestin moyen par les caractères habituels: leur forme assez régulièrement cubique et leur affinité très marquée pour l'hématoxyline.

Par l'ensemble des caractères de leur proventricule et de leur tube péritrophique, les larves des Simulies sont donc à rapprocher de celles des Culicides (*Ecculex*).

Famille des Rhyphidae

Nous n'avons pas eu l'occasion de disséquer la larve de *Rhyphus,* mais il est intéressant de mentionner les recherches effectuées sur ce matériel par les zoologistes de Greifswald, notamment par Roch et Max Müller.

Roch (1919) décrit, chez la larve de *Mycetobia,* un boyau péritrophique puissant qui prend insertion sur le prolongement de l'œsophage; il existe là un manchon de cellules cubiques de taille assez volumineuse, contenant de nombreux grains jaunes et qui sont sans doute sécrétrices de la membrane. Le boyau trophique, bourré de matières alimentaires, est un boudin cylindrique qui traverse l'intestin moyen sans en toucher les parois, sauf peut-être au niveau de sa constriction médiane. Il est, malgré tout, très élastique; la progression du bol alimentaire pourrait être attribuée aux contractions de l'intestin antérieur, les mouvements péristaltiques étant ici de faible amplitude.

On remarquera que Roch emploie le terme de péritrophique à l'exclusion de celui de Trichter, bien que reconnaissant implicitement la distinction établie par Deegener et admise comme un postulat par l'Ecole de Greifswald ; la raison en est que pour lui le feuillet réfléchi de la valvule appartient déjà à l'intestin moyen. La péritrophique est, dans le cas de *Mycetobia,* le produit d'une véritable sécrétion; il ne saurait être question d'un processus de délamination, car jamais Roch n'a pu distinguer la moindre bordure dans cette région.

Dans un travail plus récent, portant à la fois sur les larves de *Rhyphus* et de *Mycetobia,* Max Müller (1922) reproche, non sans raison semble-t-il, à Roch d'avoir reporté la limite stomo-mésodéale au sommet de la trompe, alors qu'elle est en réalité à sa base. Les coupes histologiques lui apprennent, en effet, que les cellules épithéliales de cette région sont caractérisées par la présence, au-dessous de la surface, de petites gouttelettes de sécrétion incolore composant une rangée facilement

discernable du plasma cellulaire fortement teinté. Lorsqu'on se dirige vers l'arrière, on observe que cette rangée devient de plus en plus épaisse et forme, sur les coupes transversales, une sorte de collier fermé. Un peu plus loin, cette bande claire se soulève et flotte librement dans l'espace périvalvulaire.

C'est donc encore le feuillet réfléchi de la trompe qui, pour Müller, fournit la péritrophique; mais, comme les cellules de ce feuillet appartiennent au stomodéum, le boyau alimentaire apparaît comme un prolongement direct de l'étui cuticulaire de la trompe, et nous avons affaire à un entonnoir. Les cellules-mères du Trichter forment, chez le *R. punctatus*, un pli annulaire à la base de la trompe ; elles possèdent les caractères décrits par Roch. Toutefois, Müller a pu suivre l'entonnoir jusqu'à la limite stomo-mésentérique et découvrir à ce niveau, chez *R. fenestralis*, un massif sécréteur particulier.

On voit que ce changement de signe dans la topographie du proventricule entraîne comme conséquence prochaine une divergence d'interprétation de la membrane trophique: Roch la tient pour une péritrophique vraie, Müller pour un entonnoir. Dans les deux cas, c'est d'ailleurs à la valvule exclusivement qu'est attribuée la production de la membrane: hypothèse difficile à admettre après ce que nous savons de la structure du proventricule chez les larves des Nématocères en général. Aussi n'est-il pas surprenant que Roch tienne pour possible en fin de compte la collaboration de la paroi proventriculaire à l'élaboration de la péritrophique et, d'un autre côté, que Müller se voie obligé de convenir que cette collaboration, contre toute attente, est un fait indiscutable.

De plus, Müller reconnaît que le Trichter, bien qu'étant d'origine ectodermique, n'est pas renouvelé lors des mues que subit la larve. Le comportement des cellules initiales plaide en faveur de l'hypothèse d'une rénovation ininterrompue. La membrane, subissant une sorte de dissociation, apparaît dans le rectum comme une enveloppe périfécale de consistance gélatineuse.

L'accord est donc complet entre les auteurs allemands sur le rôle sécréteur accessoire de la paroi proventriculaire. Les divergences portent, comme d'habitude, sur l'interprétation morphologique de la valvule œsophagienne.

Recherches personnelles sur Rhyphus sp., imago. — Nous consacrerons quelques lignes, pour terminer, aux observations que nous avons faites sur *Rhyphus* à l'état d'imago, sur le frais seulement. L'appareil digestif, simple, rappelle celui des Tipules. La région proventriculaire, mal délimitée, renferme une sorte de bourrelet circulaire peu apparent, résultat d'une faible invagination de l'intestin antérieur. Les contractions rapides de l'œsophage se propagent jusqu'à la naissance de ce bouton chitineux, exceptionnellement jusqu'à son sommet, auquel cas la valvule s'ouvre très largement à l'intérieur du proventricule. Jusqu'alors, nous ne pouvons affirmer la présence d'une membrane péritrophique.

Coup d'œil rétrospectif sur les Nématocères

A) *Larves.* — Si l'on jette un coup d'œil d'ensemble sur les différentes familles de Nématocères que nous venons de passer en revue, on ne peut manquer d'être frappé de la remarquable homogénéité que présente, chez la larve, la structure du proventricule. Nous avons déjà fixé à grands traits (Aubertot, 1932 c) le plan de composition de cet organe dans le groupe tout entier. Cette vue préliminaire, confirmée par la généralité des documents dont nous disposons, nous servira de base aujourd'hui pour établir les conclusions particulières qui vont suivre :

Le proventricule. — Le feuillet direct du repli stomodéal possède, sans modifications, la structure de l'œsophage lui-même; il renferme la plupart du temps une forte gaîne musculaire composée d'une assise interne de fibres longitudinales ou obliques et d'une assise externe de fibres circulaires (*Phalacrocera*). Le feuillet réfléchi, par contre, se ramène à un épithélium plus ou moins aminci et à l'intima chitineuse qui présente, dans la généralité des cas, vers l'extrémité du repli, une plage annulaire épaissie d'importance variable. C'est chez les *Dixidae*, les *Culicidae* et les *Chironomidae* que cette plage atteint son maximum de différenciation. Elle possède alors des plis circulaires dirigés vers l'arrière du tube digestif. Chez *Ptychoptera*, elle est hérissée de petits tubercules chitineux régulièrement distribués et chez les

Simulies elle est recouverte d'une véritable armature d'ornements compliqués. C'est encore de cette couronne que partent, chez la larve de *Chaoborus,* les apophyses valvulaires. Quant à la paroi du proventricule, elle se distingue de l'épithélium strié de l'intestin moyen par quelques caractères assez tranchés et constants : taille relativement considérable, forme cubique et basophilie particulière des cellules.

Les cavités du proventricule sont au nombre de deux: l'une intravalvulaire, pincée entre les deux feuillets du repli stomodéal, est un vaste sinus sanguin dont les parois sont reliées par de fines anastomoses obliques; l'autre est l'espace périvalvulaire toujours plus apparent sur les coupes que sur le frais en raison de la coagulation des tissus. Le sillon stomo-mésentérique en occupe généralement le fond. En arrière, le proventricule se trouve défini par une constriction. Pour ces raisons, il nous apparaît, du point de vue anatomique, comme un organe qui *tend à se spécialiser et à s'isoler,* qui n'intervient plus en tout cas d'une façon directe dans le mécanisme de la digestion.

Le tube péritrophique. — Chez les larves des Nématocères que nous avons étudiées, à l'exception de la plupart des Tipulides, dépourvus par ailleurs de proventricule *s. str.,* nous avons constaté la présence d'un tube péritrophique, simple ou composé, mais qui s'échappe dans tous les cas de l'isthme proventriculaire. Sur le vivant, ce tube engaîne étroitement le repli stomodéal et se superpose *jusqu'à sa base* à l'intima réfléchie, quelles que puissent être les aspérités dont celle-ci est pourvue. Toutefois, la fixation histologique ayant pour effet de détruire cette adhérence, les coupes démontrent l'étroite relation qui existe entre la membrane péritrophique et la bordure en brosse de la paroi proventriculaire jusqu'au sillon stomo-mésentérique au fond duquel elle semble s'insérer. Dans les cas où la portion proximale du mésenteron est incomplètement différenciée en proventricule (larve de *Platyura*), les péritrophiques semblent prendre naissance par délamination de la paroi intestinale tout entière; mais lorsqu'une chambre proventriculaire s'est constituée dans un organe distinct, c'est la paroi de cette chambre qui est exclusivement responsable de la formation de la membrane ou de ses

éléments (Culicides, Dixides). Une nouvelle subdivision à l'intérieur du proventricule s'observe chez les larves de *Ptychoptera* et, parmi les Tipulides, chez celles de *Phalacrocera*. Le proventricule comprend alors deux étages dont l'antérieur paraît sécréter la membrane tandis que l'inférieur servirait à fixer son calibre définitif. Dans ce cas, on pourrait à la rigueur admettre l'opinion de VIGNON et celle, peu différente, de WIGGLESWORTH. Chez les Chironomides, le proventricule atteint sans nul doute son maximum de spécialisation: la production de la péritrophique, est, en effet, dévolue à un groupe de cellules spécialisées de la zone initiale de l'épithélium (zone de CUÉNOT) tandis qu'à la plage chitineuse valvulaire s'oppose une bague externe issue de la paroi intestinale, assurant ainsi l'étanchéité parfaite du proventricule. *A cet état, le proventricule nous semble complètement adapté à l'élaboration du tube péritrophique,* à l'exclusion de toute autre fonction digestive.

Le mécanisme de cette élaboration peut être schématisé simplement: les membranes qui prennent naissance aux dépens de tout ou partie de la paroi proventriculaire se fixent *immédiatement* sur la face externe du repli stomodéal où elles trouvent à la fois un *moule* et un *substratum de progression*. La rigidité indispensable du moule peut être la conséquence soit d'une disposition morphologique particulière (anneau chitineux indéformable encerclant la valvule) soit d'un phénomène physiologique (la turgescence due au jeu des sinus sanguins). Nous ne pensons pas qu'en aucun cas une presse ou un laminoir soient de rigueur. D'ailleurs, la présence d'une bague externe est une exception réservée au Chironome. Toutefois, l'aspect du tube trophique reflète vraisemblablement la physionomie de la valvule: son diamètre varie, dans le cas d'une valvule inconsistante, dans la mesure où cette dernière est affectée par le jeu intermittent des sinus; mais le tube est parfaitement cylindrique lorsqu'il existe un calibreur invariable. Dans l'un ou l'autre cas, nous croyons que *le repli stomodéal impose à lui seul au tube péritrophique sa forme et son calibre.*

WIGGLESWORTH a prétendu que les sinus agissaient, grâce à leur turgescence, à la manière d'une presse vis-à-vis de la substance péritrophique. Ce rôle de compresseur, généralisé à tort

par son auteur à la plupart des Ordres d'Insectes, reste aussi hypothétique et facultatif que celui du laminoir chez les Chironomes. Le rôle véritable, et nécessaire, des sinus nous semble tout autre: en effet, lorsque la valvule s'est rétractée grâce au jeu de sa musculature, seule la pression sanguine intravalvulaire nous paraît susceptible de déterminer son retour — parfois brusque — à la position de départ. Le jeu des sinus est, pour nous, l'antagoniste de la contraction musculaire dans le mécanisme de la déglutition stomodéale.

Progression et entraînement du tube péritrophique. — La progression du boyau péritrophique, chez la plupart des larves où il est bien constitué (Culicides, Chironomides, Dixides...), semble relativement lente, et l'on peut penser que cette lenteur n'est pas sans relation avec l'épaisseur même de la membrane. Du point de vue mécanique, nous ne croyons pas qu'une compression due aux contractions de la valvule puisse déterminer la progression du bol alimentaire par tassement. Cette dernière est simplement la conséquence des mouvements propres de l'intestin et, d'une manière générale, des contorsions de la larve, ainsi que nous l'avons maintes fois constaté sous la loupe binoculaire.

B) *Imago.* — Les recherches que nous avons faites sur les Tipules nous ont montré l'existence d'une sorte de canal membraneux interne qu'il est difficile d'assimiler à une péritrophique et dont les relations antérieures précises nous ont d'ailleurs échappé jusqu'ici. Les Rhyphides semblent également dépourvus de membrane à l'état adulte. Chez les Culicides (*Ecculex*) nous avons réussi à découvrir quelques fragments membraneux qui paraissent provenir d'une délamination à partir de la bordure de l'intestin moyen ; mais il n'est pas permis, dans ces conditions, de parler de membrane péritrophique *s. str.*

Dans tous ces cas, il est à remarquer que l'absence de membrane péritrophique concorde avec le faible développement ou l'absence du proventricule, de même que, chez les larves, la présence et la régularité du tube trophique sont en rapport direct avec l'existence et le degré de perfectionnement de l'appareil proventriculaire.

II. — Brachycères

Les Brachycères sont loin de présenter, au point de vue qui nous occupe, le même intérêt que les Nématocères. Nous avons limité nos recherches à la famille des Tabanides, plus exactement à l'imago de *Tabanus*, n'ayant pas réussi à nous procurer des larves en temps voulu.

Il eût été intéressant cependant de contrôler les observations singulières de Stammer, de Greifswald (1924) que nous analyserons succinctement.

Stammer décrit avec détail le proventricule des larves de *Tabanus*. Il insiste sur la complexité de la trompe (repli stomodéal) dont la longueur semble, en effet, remarquable. Sa partie réfléchie peut être divisée en trois régions: à la base, une dilatation globuleuse renferme des cellules de faible diamètre, transparentes, difficilement colorables, et sans doute de nature glandulaire; à la suite d'un rétrécissement brusque débute un massif de cellules plus petites et allongées qui semblent rayonner autour d'un centre unique situé dans l'axe de la trompe; la cuticule porte ici des nappes régulières de petites pointes dirigées en arrière, comme chez *Mycetophila ancyliformans* (Holmgren, 1907). Ces cellules sont de nature musculaire. Quant à la troisième région, assez semblable à la première, elle possède des cellules remplies de liquide qui se dégonflent lorsqu'on les pique. Après s'être rétrécie progressivement, elle se termine par une épaisse couche dépourvue de noyaux et de limites cellulaires, sorte de tube plusieurs fois plissé dont les rides sont extrêmement serrées. C'est le prolongement de ce tube qui constitue l'entonnoir dont le développement serait ici tout à fait prodigieux (ungeheuerlich).

Cette disposition est ingénieusement exploitée par Stammer qui assigne à la valvule une triple fonction physiologique: la production, l'entraînement, l'accumulation de l'entonnoir. Ce dernier serait une formation de nature chitineuse, mince, clair, élastique; son accumulation à la pointe de la trompe formerait, pour la larve prédatrice, une réserve, constituée durant les périodes de jeune et même avant l'éclosion.

N'ayant pu nous rendre compte de cette curieuse particularité, nous nous contenterons de faire à présent quelques remarques :

STAMMER admet *a priori* la possibilité d'une intervention de la paroi intestinale dans la production du tube trophique; ce n'est qu'après avoir comparé les parts de collaboration de la paroi et de la valvule qu'il s'est prononcé définitivement pour un entonnoir; nous insistons sur le fait que, dans la plupart des cas, les auteurs qui ont décrit un entonnoir *s. str.*, n'ont pu se dispenser de reconnaître à la paroi proventriculaire un rôle dans le processus de sécrétion, fait qui dépouille la théorie de DEEGENER de la rigueur qu'on en pouvait attendre.

En second lieu, étant donné la structure complexe de la valvule chez la larve de *Tabanus,* il est impossible, comme l'a constaté STAMMER lui-même, d'expliquer la progression du bol alimentaire autrement que par les contractions péristaltiques de la paroi intestinale.

Enfin, l'entassement de la membrane sur la trompe, de même que dans la région distale de l'intestin moyen, est avant tout l'indice d'une production continue par l'avant. Nous n'en tirerons pas d'autre conclusion pour le moment; mais nous reviendrons sur ce phénomène à propos de la membrane péritrophique des Syrphides.

Recherches personnelles sur l'imago de Tabanus bovinus. — 1) *Dissections.* — L'intestin moyen peut être commodément divisé en trois régions: l'antérieure, qui occupe toute la longueur du thorax, offre un aspect granuleux et possède deux cæcums latéraux correspondant aux bourses ventriculaires de DUFOUR. De là, le tube intestinal s'amincit progressivement jusqu'à la deuxième région dont les parois sont lisses, avec quelques plis longitudinaux. La troisième région est volumineuse, trochiforme, entourée d'un important réseau trachéen. A la valvule pylorique fait suite un jejunum contractile.

La partie antérieure reçoit l'œsophage, réuni au conduit d'un jabot biloculaire pédiculé. Le repli stomodéal est représenté par une sorte de collerette circulaire sur laquelle nous n'avons pu reconnaître la moindre insertion membraneuse. La région trochiforme possède des parois extrêmement épaisses et par suite une lumière très étroite qui renferme des matières opaques entourées d'une membrane. On trouve là une sorte de sac alimentaire

allongé qui remonte d'ailleurs jusque dans la portion moyenne de l'intestin. La membrane est mince est peu résistante; à un fort grossissement, elle se montre hyaline, formée de plusieurs couches d'inégale épaisseur ; elle se dissout instantanément dans les acides forts. Il ne s'agit vraisemblablement pas d'un tube trophique agrégé.

2) *L'examen des coupes longitudinales et transversales* ne fournit pas plus de précisions. La structure de l'intestin n'a rien de particulier; l'épithélium de la région trochiforme est très épais tandis que sa bordure en brosse subit, par contre, une réduction de taille.

On ne distingue à la limite stomo-mésentérique aucune valvule proprement dite et pas davantage de membrane; la bordure, à ce niveau, est élevée et très dense. Il est normal d'observer, dans la région trochiforme, des fragments épars dérivant de la bordure avec les habituelles figures de délamination; mais ces fragments ne se fusionnent pas en une membrane continue. On rencontre à ce niveau une sorte de boyau interne de faible calibre, recourbé et pelotonné à l'une de ses extrémités. Une fine enveloppe tubulaire recouvre, en réalité, une masse amorphe brunâtre parsemée de boules de sécrétion nucléées ou non. Ce tube, particulièrement sur les coupes transversales, semble être en relation plus ou moins directe avec les membranelles qui se détachent de l'épithélium et l'on peut penser que ces dernières concourent dans une certaine mesure à sa formation.

Il n'est guère possible, dans ces conditions, que de conclure à l'*absence d'un tube péritrophique s.str.*, fait à rapprocher de l'absence de proventricule et de repli stomodéal. (1).

(1) Autant que nous ayons pû nous en rendre compte à la suite d'une dissection rapide d'un Bombyliide (*Bombylius venosus* Mikan), le tube digestif est constitué, dans cette famille, comme chez le *Tabanus* et la péritrophique manque également.

Cyclorrhaphes Athéricères

Aschiza

Famille des Syrphidae

Recherches antérieures concernant les Syrphides. — Le mémoire de Batelli (1879) n'est qu'une simple contribution à l'anatomie des larves d'*Eristalis tenax*. La figure d'ensemble du tube digestif est exacte, à cela près que les tubes de Malpighi sont représentés comme confluents alors qu'en réalité ils se terminent isolément en cæcum. Mais la constitution morphologique du proventricule n'a pas été comprise: le proventricule est comparé à un gésier, à l'appareil valvulaire de Plateau, les cellules du mésenteron n'étant que le prolongement de celles de l'œsophage. Batelli connaissait par Dutrochet, par Basch et d'autres l'existence des péritrophiques; il avoue cependant n'avoir pas réussi à mettre en évidence une membrane interne chez les larves d'*Eristalis*.

D'après l'analyse de J.-C.-H. Meijere que nous avons seule eue entre les mains, le travail de Giacomini (1900) n'ajoute rien à celui de Batelli.

Les larves des Syrphides font l'objet d'une étude spéciale de la part de Krüger (1926) de Greifswald, qui a le mérite d'observer autant que possible sur le vivant. Chez la larve de *Syritta pipiens*, on peut observer une trompe (repli stomodéal) dont le feuillet rétroversé est composé de cellules claires et recouvert très exactement par la paroi proventriculaire. L'épithélium intestinal de cette région est un Pflasterepithel typique dont les cellules, serrées les unes contre les autres, possèdent un cytoplasme hachuré fortement colorable, des noyaux volumineux, mais pas de bordure; aussi K. tient-il pour impossible toute intervention de cet épithélium dans la production d'une membrane. Le proventricule est limité postérieurement par un important sphincter. De l'invagination œsophagienne s'échappe une membrane mince, élastique, claire, entourant le bol alimentaire et qui se soulève en réalité des cellules claires (Entonnoir). Il en est de même chez la larve d'*Eristalis*, où il est possible de la suivre jusqu'à l'anus

qu'elle franchit, expulsée fréquemment sous forme de boudins allongés, chez la larve de *Volucella* comme chez celle de *Syrphus ribesii* où le boyau s'entasse dans la région distale du mésenteron.

Aucune formation analogue n'est signalée chez le *Microdon*.

Engel (1924), consacrant quelques pages à l'intestin postérieur de l'imago de *Syrphus*, montre que la péritrophique parvient jusqu'à l'ampoule rectale mais qu'on ne la retrouve pas dans les excréments, de consistance liquide. Pour lui, ce sont les papilles rectales de l'imago qui détruisent la membrane, et cette théorie serait en conformité avec l'opinion de Berlese pour qui une telle destruction représenterait la principale fonction des papilles. Or, voici ce qu'en dit Berlese (Gli Insetti, p. 749): les glandes rectales peuvent.... « ostruire tutto il lume dell'intestino e cosi stringere la peritrofica, contenente gli escrementi, coma in una tenaglia a quattro o sei branche. L'intima delle cosi dette ghiandole rettali è robusta e formita di processi diretti all'indietro. Questi si impigliano nella peritrofica e non le permettono di sfuggirsene, ma la conducono, con lento moto, verso l'apertura anale, da cui la costringono finalmente ad uscire ». Il s'agit donc, en réalité, non d'une action destructive, mais d'un processus d'évacuation.

Recherches personnelles sur Eristalis tenax L. — 1° *Larves*. — Notons, avant de commencer toute description, qu'à l'éclosion la larve du premier stade possède une membrane péritrophique normale.

Nous décrirons sommairement le proventricule de la larve du troisième stade examiné à l'état frais et d'après les coupes histologiques (fig. 66).

a) *A l'état frais*. — Il existe un proventricule bien individualisé, en forme de cylindre allongé arrondi à ses extrémités (dimensions: 1,75×0,5 mm. environ); son aspect particulier, translucide et réfringent, est dû à ce qu'il est constitué en grande partie par des *cellules claires*. Il est de consistance molle mais élastique, ferme cependant et indéformable. A sa partie postérieure, il semble s'enfoncer en entonnoir dans l'intestin moyen proprement dit dont quatre cæcums allongés jalonnent l'origine. L'intestin

moyen est complètement bourré de matières plus ou moins colorées; la membrane qui entoure les aliments ne conserve pas un calibre indépendant, mais se moule exactement sur la paroi intestinale.

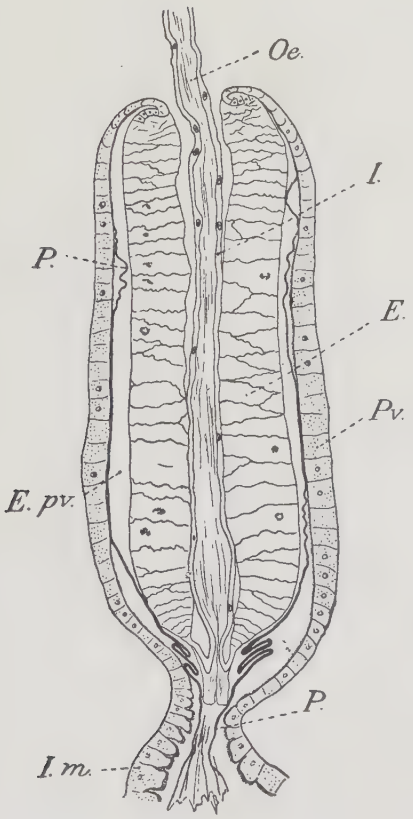

Fig. 66

Larve d'*Eristalis tenax*. — Coupe longitudinale schématique du proventricule. — I, portion directe de l'œsophage; E, sa portion réfléchie (cellules claires); P*v*, paroi proventriculaire; E*pv*, espace périvalvulaire; P, membrane péritrophique.

A la dissection, on voit que la portion directe de l'œsophage est libre à l'intérieur du manchon réfringent que constitue sa portion réfléchie. Entre les deux feuillets on ne trouve aucun

sinus sanguin proprement dit ; de même, le feuillet direct n'est doublé d'aucune assise musculaire puissante comme dans le cas des Nématocères. Les deux troncs trachéens habituels, minuscules, se ramifient dans cet espace intravalvulaire. Le feuillet réfléchi est, comme nous l'avons dit, fortement différencié, réfringent et non mouillable; le manchon se termine par une sorte de trompe molle constituée par l'intima et qui flotte à l'intérieur du mésenteron en regard de l'ouverture des cæcums. La membrane péritrophique est unique, transparente; pour la première fois, nous rencontrons ce type mince, qui sera la règle chez les Diptères supérieurs et dont l'aspect rappelle celui de la cellophane. Son calibre moyen répond à celui de la valvule rigide sur laquelle elle se moule exactement sur toute sa longueur. Quant à la paroi proventriculaire, elle n'offre rien de particulier à l'examen direct; elle s'étrangle un peu au-dessus du niveau des cæcums, délimitant ainsi postérieurement le proventricule.

b) *Etude histologique.* — Au point de vue histologique, sur coupes sagittales, nous considérerons le repli stomodéal et la paroi proventriculaire.

Repli stomodéal. — Le repli comprend une portion directe (œsophage normal) et une portion réfléchie qui a subi de profondes modifications: c'est un manchon de cellules particulières de grande taille (150×45 μ environ) allongées dans le sens radial, qui engrènent légèrement l'une dans l'autre à la manière des cellules mésentériques des Vertébrés. La structure du cytoplasme est fibrillaire ; les fibrilles, radiaires, apparaissent en violet clair sur un fond resté incolore. Il existe quelques petits méats intercellulaires. Au centre de la cellule est un gros noyau clair (35 μ) entouré d'une chaîne périphérique de grains hématéiphiles. Ces cellules (=cellules de WANDOLLECK) *ne possèdent pas de bordure en brosse ;* elles sont limitées par une cuticule qui n'est que l'intima stomodéale rétroversée.

La *paroi proventriculaire* est, par contre, suivant le schéma général, une formation de l'intestin moyen. Elle débute au fond de l'espace périvalvulaire, après que le manchon clair s'est brus-

quement rétréci en un cordon de petits éléments cellulaires. Les cellules pariétales sont aplaties tangentiellement, colorées en rouge-violet, avec de gros noyaux empâtés, et possèdent une bordure nette, homogène et continue. Leur hauteur s'accroît légèrement dans la région moyenne du proventricule et décroît ensuite jusqu'à la constriction qui précède le mésenteron banal.

La membrane péritrophique s'insère dans l'espace périvalvu-

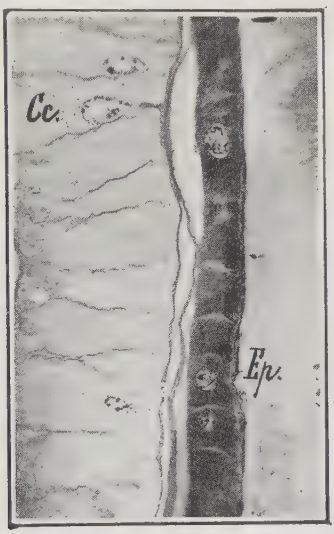

Fig. 67

Eristalis tenax, larve. — Coupe longitudinale du proventricule. — C*c*, cellules claires; E*p*, paroi proventriculaire; entre les deux, la péritrophique (× 120).

laire, lequel est extrêmement réduit. Elle n'est sécrétée par aucun massif antérieur différencié. Les coupes transversales totales en série du proventricule nous permettent d'affirmer que la péritrophique est le résultat d'une sécrétion de l'ensemble des cellules de la paroi proventriculaire. De même, les sections longitudinales la montrent en relation avec la bordure de ces cellules. Sur des spécimens exceptionnellement favorables, elle mesure 15 μ (et même jusqu'à 25 μ) d'épaisseur vers le milieu du proventricule; à la sortie, elle est beaucoup plus mince (4 à 5 μ, plissé sur elle-

même un certain nombre de fois (1). Ce plissement nous amène à conclure qu'à ce niveau la sécrétion n'aurait plus lieu et que la membrane serait produite d'une manière continue par l'avant; de même, les variations d'épaisseur que nous venons d'indiquer semblent démontrer qu'il s'agit d'une sécrétion à l'état visqueux se régularisant par la suite. A l'intérieur de l'intestin moyen, nous rencontrons une membrane plus mince (2 μ) qui se poursuit sans interruption jusque dans le proctodéum et accompagne les excréments sous forme de tube que la larve traîne derrière elle et dont elle abandonne de temps à autre les tronçons.

Evacuation permanente du boyau péritrophique. — Si l'on place en observation dans l'eau pure une larve du troisième stade d'*Eristalis tenax,* on constate qu'elle traîne une certaine longueur de péritrophique sortant par l'anus et qui se trouve, après évacuation des derniers résidus, totalement vide. Après un certain temps, l'eau dans laquelle s'agite la larve renferme un grand nombre de lambeaux membraneux qui se sont détachés par suite des contorsions de l'animal. Au cours d'une observation ayant duré dix-sept heures et demie, nous avons recueilli 6 lambeaux irréguliers dont la longueur totale était de 107 mm., ce qui correspond à une vitesse horaire d'évacuation de :

$$\frac{107 \times 60}{1050} = 6{,}1 \text{ mm.}$$

Il est juste de remarquer en passant que l'émission de la péritrophique est un phénomène bien différent de la défécation proprement dite. Celle-ci est brusque, saccadée et résulte de contractions énergiques de l'ampoule rectale. Elle se produit toujours lorsqu'on cherche à immobiliser la larve. L'émission de la péritrophique est, au contraire, régulière et continue; elle est la conséquence des mouvements péristaltiques de l'intestin tout entier, particulièrement de la région étroite et musculeuse qui fait suite à l'ampoule malpighienne et que nous appelons jejunum.

En poursuivant l'expérience, un moment arrive où la larve,

(1) Peut-être comme Stammer le constatait chez les larves des Tabanides.

épuisée, finit par s'immobiliser en surface. Le boyau péritrophique n'est alors plus évacué; mais sa production n'en persiste pas moins pendant quelques heures encore. On remarque, en effet, à l'autopsie, que le tube membraneux est, cette fois, replié à l'intérieur du mésenteron; il y décrit un grand nombre de circonvolutions, si bien que sa longueur a été trouvée égale à quatre fois celle de l'intestin moyen.

Résumons-nous brièvement (1):

1) Les larves d'*Eristalis tenax* possèdent un proventricule typique dont l'axe, qui appartient au stomodéum, est dépourvu de sinus valvulaire, mais formé de cellules claires, disposition qui lui confère une rigidité permanente;

2) La membrane péritrophique est d'origine mésodéale; sécrétée à l'état visqueux par la paroi du proventricule, elle vient se mouler par adhérence sur le repli stomodéal: ainsi prend naissance un véritable tube ininterrompu ;

3) En même temps, ce tube est évacué par l'anus;

4) La production, la progression, l'évacuation du tube ont lieu même en l'absence de toute alimentation ; aussi le déplacement de la membrane n'est-il pas dû à l'entassement des particules alimentaires, mais aux contractions péristaltiques comme aux contorsions de la larve; c'est le bol alimentaire qui doit être au contraire entraîné par la membrane;

5) La vitesse de l'évacuation, sensiblement égale à celle de la production, puisque normalement la membrane ne s'accumule pas, est relativement considérable : elle dépasse 6 millimètres dans l'heure ;

6) Enfin, la sécrétion n'est déclenchée ni par une excitation mécanique due à quelque ornement chitineux, ni par le stimulus exercé par l'aliment lui-même.

2° *Imago*. — L'allure générale du tube digestif a été représentée fig. 68. Nous n'insisterons que sur la région proventriculaire.

L'œsophage semble se prolonger directement par le tube qui conduit au jabot. En réalité, il est coudé et pénètre dans l'intes-

(1) Voir aussi Aubertot (1932, a).

tin moyen pour y former un repli stomodéal complexe. L'intima de l'œsophage, en deçà du proventricule, est tapissée d'une quantité de petites pointes chitineuses dirigées en arrière qui

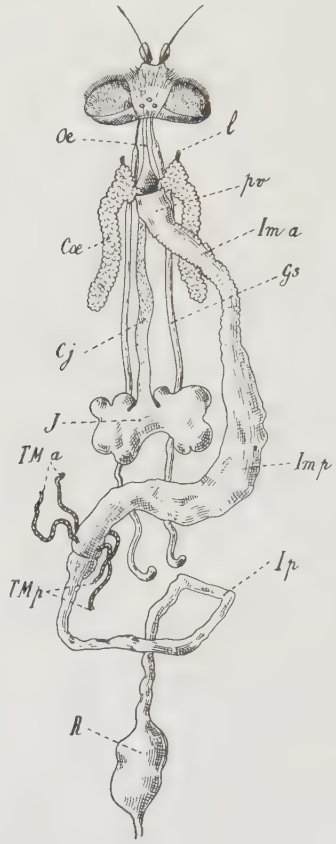

FIG. 68

Eristalis tenax, imago. — Croquis schématique du tube digestif. — C*æ*, cæcums et leurs brides d'attache antérieures *l*; I*ma* et I*mp*, portions antérieure et postérieure de l'intestin moyen; C*j*, canal du jabot J; TM*a* et TM*p*, groupes antérieur et postérieur des tubes de Malpighi; R, ampoule rectale.

s'opposent au retour des grains de pollen dont l'animal fait sa nourriture. La longueur moyenne de ces piquants est d'environ 100 μ (fig. 69). Le canal du jabot est situé ventralement, au-

dessous de l'intestin moyen; il est musculeux et se dilate, à son entrée dans l'abdomen pour aboutir à un jabot bilobé, constamment déformé sous l'action des contractions énergiques de sa paroi. La partie dilatée qui précède le jabot est garnie de pointes comparables à celles de l'œsophage.

Le Proventricule. — Extérieurement, c'est une simple dilatation peu apparente de l'intestin moyen; mais sa structure est relativement compliquée. La paroi externe du repli stomodéal est, en effet, très épaissie, et la valvule œsophagienne a la forme

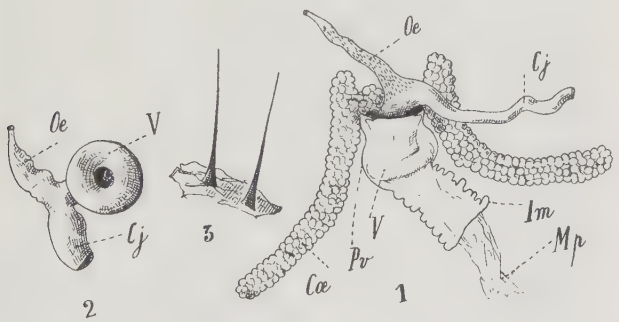

Fig. 69

Eristalis tenax imago. — 1, région proventriculaire, le repli stomodéal V vu par transparence; 2, le repli stomodéal disséqué; 3, piquants chitineux de l'intima œsophagienne; *Cj*, canal du jabot.

d'un champignon (fig. 69, V) ; les bords du chapeau, en contact avec la paroi du mésenteron, délimitent une chambre proventriculaire close. Le pied du champignon est lui-même renflé à sa base en un bourrelet circulaire. Il existe un sillon antérieur profond. Le feuillet réfléchi tout entier est constitué par un tissu transparent que l'eau ne mouille pas. A droite et à gauche, sur le bord antérieur du proventricule, s'insèrent les canaux de deux cæcums longitudinaux multilobés (Cœ), maintenus en avant par deux ligaments.

La paroi de la région proximale de l'intestin moyen est hérissée de petits tubercules ; la région distale est plus ou moins dilatée. Des quatre tubes de Malpighi, deux se rendent dans la

région antérieure (intestin moyen) et deux dans la région postérieure (intestin terminal).

Membrane péritrophique. — La membrane péritrophique est extrêmement mince, chiffonnée et transparente, visible seulement grâce à ses replis lorsque le tube digestif est bourré de pollen.

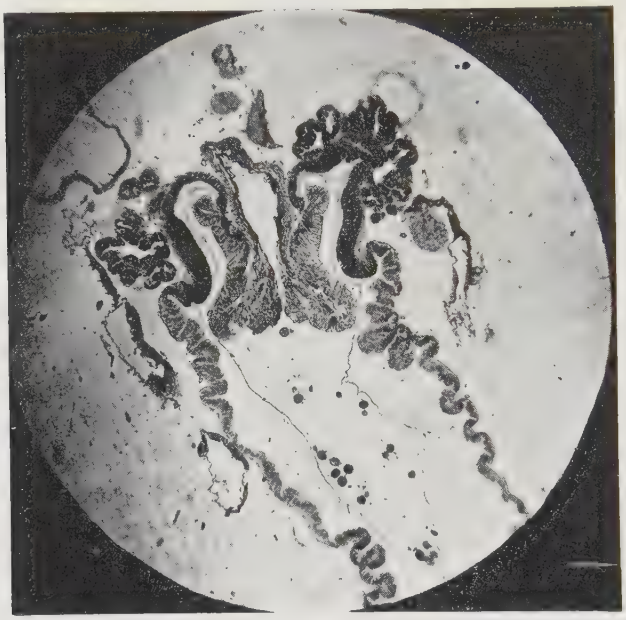

FIG. 70
Eristalis tenax, imago. — Coupe longitudinale du proventricule. — A l'intérieur du tube péritrophique, quelques grains de pollen (× 50).

Elle paraît simple. Les acides forts la dissolvent instantanément. Antérieurement, elle s'insère dans le sillon déjà signalé, puis elle traverse successivement la chambre proventriculaire et l'intestin moyen; on la retrouve avec tous ses caractères dans l'intestin postérieur où elle semble se terminer librement. Remarquons qu'elle ne pénètre pas dans l'ampoule terminale, et que les glandes rectales ne peuvent être considérées comme responsables de sa destruction, ainsi que le pense ENGEL. Le tube

péritrophique n'est pas rigoureusement cylindrique; il subit d'importantes variations de calibre suivant la quantité de pollen

Fig. 71

Eristalis tenax, imago. — Coupe longitudinale du proventricule. — O*e*, œsophage avec ses piquants chitineux, et renfermant des grains de pollen; C*j*, canal du jabot; C*æ*, cæcums; P, paroi du proventricule; V, repli stomodéal fungiforme.

qu'il renferme, suivant aussi le calibre de l'intestin qui le contient.

Etude histologique. — La structure du proventricule chez l'imago d'*Eristalis* est une des plus complexes que nous ayons observées (fig. 70 et 71). Les épines chitineuses qui garnissent l'intima stomodéale ne dépassent pas la bifurcation d'où part le canal du jabot; l'intima du feuillet direct en est totalement dépourvue, de même que celle du feuillet réfléchi. La valvule fongiforme présente une structure assez embrouillée: les cellules y sont extrêmement allongées; leur région distale, non colorée, est bor-

FIG. 72
Eristalis tenax, imago. — Coupe longitudinale du proventricule. Passage de l'intestin antérieur à l'intestin moyen; origine de la péritrophique. — E*p*, paroi proventriculaire (× 200).

dée par l'intima. Quant à la paroi proventriculaire, elle est fortement déprimée en dedans suivant l'équateur du proventricule. Elle se distingue nettement de l'intestin banal par ses cellules pressées, fortement teintées par l'hématoxyline, et sa bordure en brosse, grossière, traversée par de très fines gouttelettes de sécrétion, tandis que les cellules banales se colorent en rose clair et possèdent une bordure fine et homogène. L'épithélium des cæcums proventriculaires est différencié dans le même sens que celui de la paroi avec laquelle il se raccorde directement.

La *membrane péritrophique* prend naissance dans le fond de la boucle que décrit la paroi du proventricule à sa jonction avec la valvule. Elle se détache nettement de la bordure en brosse et, fréquemment, les premières cellules de la paroi semblent prendre à sa formation une part plus active que les suivantes, constituant ainsi un massif sécréteur spécialisé, mais toutefois non isolé par un sillon. La membrane conserve des rapports étroits et fréquents avec la paroi proventriculaire, puis elle s'engage dans l'intestin moyen sans solution de continuité. Sur les coupes colorées suivant la technique de PRENANT modifiée par CHATTON, on se rend compte qu'elle résulte en réalité de l'accolement de plusieurs membranes élémentaires sécrétées par la brosse de la paroi proventriculaire et soulevées par la sortie des gouttes de sécrétion.

Il n'est pas douteux que les cellules de l'épithélium mésentérique ne contribuent encore à la renforcer par l'apport de membranelles d'une extrême finesse délaminées par places.

Nous avons constaté que les cellules épithéliales des cæcums produisent également une membrane qui se raccorde directement avec la péritrophique proventriculaire, et nous devons faire état de cette collaboration.

La structure que nous venons de décrire existe dès l'éclosion, c'est-à-dire avant que la larve ait commencé de s'alimenter.

Imago de *Syrphus* sp. — Nous avons eu l'occasion d'étendre nos recherches à l'imago de *Syrphus* dont le proventricule possède le même plan d'organisation que celui d'*Eristalis*. Toutefois, la valvule est ici beaucoup plus simple et réduite à un mamelon plus ou moins arrondi. Le massif sécréteur se trouve localisé au fond du proventricule où l'épithélium spécialisé atteint d'ailleurs son maximum d'épaisseur. La membrane péritrophique est en tous points comparable à celle des Eristales.

Imago de *Volucella* sp. — Le proventricule affecte, chez les Volucelles, une disposition presque identique; la valvule, relativement peu allongée, possède un feuillet réfléchi dont l'intima, épaissie, forme une succession de pointes molles dirigées en arrière, sur lesquelles glisse une péritrophique du type *Eristalis*.

Larve de *Microdon* sp. — Enfin, un heureux hasard nous ayant fait découvrir quatre larves de *Microdon,* nous pouvons ajouter quelques observations personnelles à celles qui ont été fournies par les auteurs sur ces formes remarquables.

Une bonne coupe sagittale de la larve de *Microdon mutabilis* est donnée par HECHT (1899), coupe malheureusement trop sché-

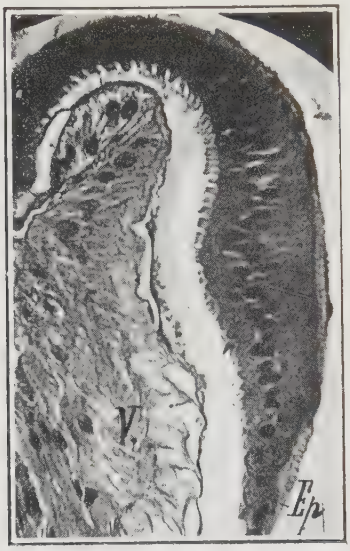

FIG. 73
Volucella sp., imago. — Fragment d'une coupe longitudinale du proventricule. — E*p*, paroi proventriculaire ; V, repli stomodéal sur lequel s'appuie la membrane péritrophique (× 240).

matique et d'ailleurs incomplète. Un meilleur aspect de l'appareil digestif, également en coupe sagittale, après reconstitution dans l'espace, illustre le mémoire de M. ANDRIES (1912). Une coupe transversale du proventricule — qui nous semble assez fortement oblique — ne nous renseigne guère sur sa constitution histologique. Il n'est nulle part question de membrane interne, pas plus, du reste, que dans les écrits de CERFONTAINE (1908).

L'opinion de KRÜGER (1926) est que les larves de *Microdon* en sont dépourvues.

Recherches personnelles. — a) *Sur le frais.* — La dissection de la larve de *Microdon* est difficile à réussir; nous avons obtenu les meilleurs résultats en ouvrant l'animal par la face ventrale après l'avoir fixé sur le dos. A l'armature buccale succède un œsophage mince et allongé qui traverse la masse cérébrale puis aboutit dans un proventricule trochiforme dont la pointe est entourée de quatre petits cæcums. A la suite du proventricule vient un intestin moyen allongé qui décrit un certain nombre de

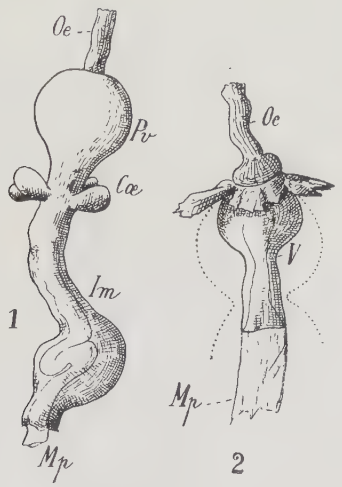

Fig. 74

Larve de *Microdon* sp. — 1, région proventriculaire; 2, la même disséquée pour montrer la valvule V et la péritrophique M*p*.

circonvolutions et donne naissance, à son extrémité distale, à quatre tubes de Malpighi dont deux antérieurs et deux postérieurs. Après un court jejunum, l'intestin postérieur proprement dit conduit à la poche rectale, puis à l'anus. L'aspect général du tube digestif n'a donc rien de particulier et ne s'écarte pas du schéma typique rencontré chez les larves des Diptères.

Nous avons reconnu sur le frais la présence d'une péritrophique décelable par transparence et *in situ* dans certaines anses intestinales plus ou moins dilatées (fig. 74, 1). C'est une membrane fine et transparente, plissée longitudinalement à l'état de

vacuité; elle prend son origine dans le proventricule, peut être suivie jusque dans le jejunum et même assez loin dans l'intestin terminal. Elle ne se dissout pas dans les acides forts ($SO^4 H^2$ à 66° et à froid).

Nous l'avons trouvée parfois remplie d'un liquide clair. Le tube péritrophique, régulièrement calibré (diam. 875 μ environ), tend à s'échapper de l'intestin moyen par la moindre déchirure; sa longueur dépasse ainsi de beaucoup celle du tractus intestinal: il serait, en conséquence, produit plus vite qu'il n'est évacué.

L'étude approfondie du proventricule nous a montré un repli stomodéal lagéniforme dont le col franchit l'isthme terminal et s'engage dans le mésenteron (fig. 74, 2). Le feuillet réfléchi est constitué par un tissu clair; la membrane péritrophique se moule sur le col de la valvule qu'elle encapuchonne *jusqu'à sa base.*

b) *Coupes longitudinales.* — L'épithélium proventriculaire, de même que celui des cæcums, n'offre rien de particulier ; mais le repli stomodéal mérite d'être décrit avec quelque détail: il est très allongé et s'engage assez profondément dans la lumière de l'intestin moyen pour obturer complètement la cavité des cæcums (fig. 75). Morphologiquement, il se compose de deux régions bien distinctes : 1° une région proximale, globuleuse en raison de la dilatation du feuillet réfléchi et qui remplit exactement la poche proventriculaire. Cette région est constituée par des cellules claires tout à fait comparables à celles que nous avons rencontrées chez la larve d'*Eristalis,* et qui reste, en conséquence, indéformable au cours de l'absorption des aliments; 2° la région distale, allongée, à parois peu épaisses et doublée extérieurement par une mince couche de chitine stomodéale, comme la précédente. Sa cavité tubulaire est occupée par un sinus sanguin dont le jeu détermine nécessairement de fortes variations dans la forme de cette sorte de trompe. Ainsi constituée, la valvule œsophagienne de la larve de *Microdon* possède à la fois les deux sortes d'éléments rencontrés jusqu'ici dans la valvule des Diptères: d'une part le *tissu clair,* substratum de choix pour l'étalement de la viscosité péritrophique, d'autre part le *sinus sanguin* assurant ici, en même temps que la déglutition, l'occlusion du proventricule.

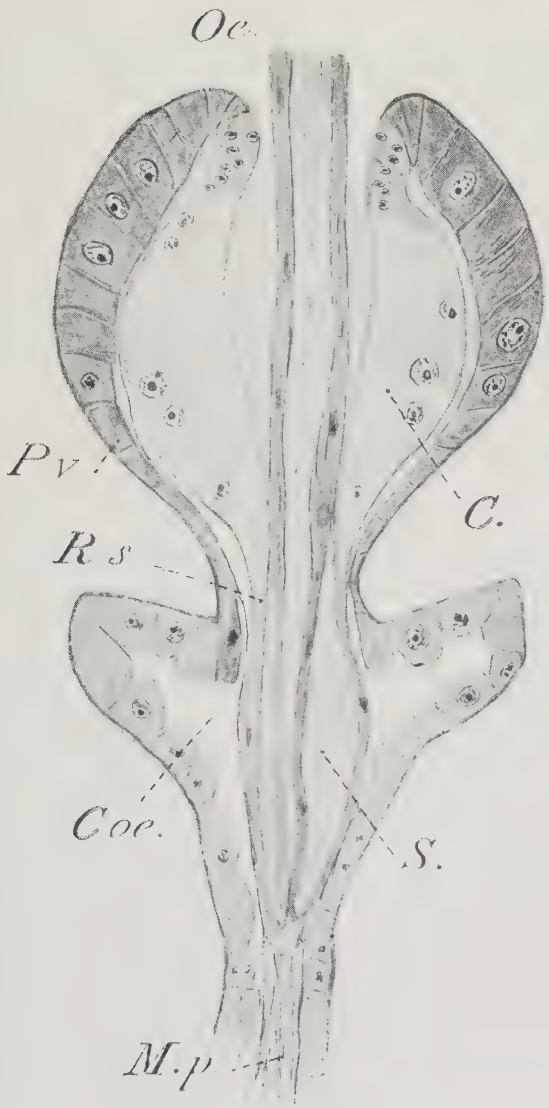

Fig. 75

Larve de *Microdon* sp. — Coupe longitudinale du proventricule et des cæcums *cæ*. — P*v*, paroi du proventricule; C, cellules claires; S, sinus sanguin intravalvulaire; R*s*, zone de séparation de la région des cellules claires et de celle des sinus.

La péritrophique apparaît sur les coupes comme une fine membrane plissée longitudinalement. Elle tire sans aucun doute son origine de la bordure de la paroi proventriculaire; cependant, il est difficile de la suivre dans l'espace périvalvulaire en raison de l'extrême réduction de ce dernier.

*
**

Il convient de mentionner, à côté des *Syrphidae,* la famille voisine des *Phoridae* dont le genre *Termitoxenia* a été étudié par Bugnion (1913). La valvule œsophagienne serait, dans ce cas, peu développée; de plus, aucune péritrophique n'a été signalée.

Schizophora Acalypterae

Famille des Drosophilidae

Une membrane péritrophique est toujours présente chez les Drosophiles à l'état larvaire comme à l'état d'imago. Chatton (1912 a) a donné de cette membrane une définition qui mérite d'être retenue, car elle s'applique en même temps à un grand nombre de Diptères examinés jusqu'ici: « C'est un tube d'aspect chitineux, mince, anhiste, qui prend son origine antérieurement au fond de l'étroit sillon qui circonscrit la valvule œsophagienne. Il s'étend de là, sans solution de continuité, tout au long de l'intestin moyen jusqu'à l'ampoule rectale ». D'où la distinction entre un espace *endotrophique* et un espace *péritrophique* définis par leur situation à l'intérieur ou à l'extérieur du tube mince. On remarquera que Chatton évite, à raison croyons-nous, de rien affirmer quant à la nature chitineuse de la membrane.

En 1920, Chatton complète sa première définition: « ... Elle (la péritrophique) s'insère dans le sillon circulaire qui circonscrit le museau de tanche formé par l'œsophage à son débouché dans l'intestin moyen. Elle endigue ainsi complètement le flux alimentaire et fécal depuis l'œsophage jusqu'à l'anus. Elle isole la muqueuse de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur du contact direct des particules ingérées. Elle crée des conditions particulières à la digestion et à l'absorption dans lesquelles elle fonctionne vraisemblablement comme un *dialyseur.* Elle oppose

aux parasites un obstacle qui n'est franchissable qu'à ceux qui sont capables de diapédèse. Elle offre à d'autres un substratum de fixation ». Cette définition a l'avantage de résumer à la fois la constitution morphologique et les propriétés physiologiques principales de la membrane. Celles-ci seront examinées ultérieurement. Pour l'instant, nous nous contenterons d'exposer le résultat de nos propres observations sur la larve et sur l'imago des espèces suivantes :

Drosophila confusa Staeger.

D. rubrostriata Becker=*D. Busckii* Coquilett 1901.

D. immigrans Sturt.=*D. cilifemur* Villen.

Recherches personnelles. — 1° *Larves amphipneustiques du troisième stade.* — L'œsophage aboutit à un proventricule arrondi, qui va en se rétrécissant rapidement et s'entoure, dans sa région rétrécie (col) de quatre cæcums allongés.

Il n'existe pas de jabot chez les larves des Drosophiles.

Coupes longitudinales. — Le feuillet interne du repli stomodéal n'est que le prolongement direct de l'œsophage tandis que le feuillet réfléchi est dilaté à sa base, en forme de carafon; les cellules de cette région sont des cellules claires du type décrit chez la larve de *Microdon*. Leur noyau, volumineux, est périphérique; elles sont dépourvues de bordure en brosse. Comme chez le *Microdon,* l'espace périvalvulaire est ici considérablement réduit.

Il existe, chez la larve de *Drosophila,* un boyau péritrophique simple qui s'insère au fond du sillon antérieur, recouvre intimement les cellules non mouillables du repli stomodéal et s'engage, de là, dans la lumière de l'intestin moyen. Il est plus facile de le mettre en évidence sur le frais que sur les coupes en raison de l'étroitesse de la fente périvalvulaire. On retrouve la membrane dans l'intestin postérieur dont la longueur est sensiblement égale à celle de l'intestin moyen. A notre connaissance, la larve ne traîne pas de boyau périfécal; mais la membrane sert d'enveloppe aux déjections de l'animal, évacuées périodiquement sous forme de fragments cylindriques longs d'environ 2 mm. qui durcissent rapidement. La péritrophique est calibrée par la valvule.

Il est vraisemblable qu'elle tire son origine des cellules de la paroi proventriculaire dont le protoplasme dense, chromophile, se distingue de celui des cellules vacuolaires du reste de l'intestin moyen. Perez (1910 b) pensait déjà qu'une telle modification peut être liée à une fonction spéciale, en l'occurrence la sécrétion de la membrane péritrophique. Cette opinion, émise à propos des larves de *Calliphora* peut également s'appliquer à celles de *Drosophila* bien que, dans ce dernier cas, la spécialisation des cellules proventriculaires soit loin d'être aussi avancée.

2° *Imago.* — a) *Sur le frais* (fig. 76). — Un court œsophage mène au renflement piriforme désigné sous le nom de proventricule (450 μ × 325 μ) lequel se trouve situé contre le bord antérieur du thorax. Un long canal dérivant du carrefour œsophagien, antérieurement au proventricule, conduit en s'évasant progressivement au jabot contractile qui occupe la région ventrale de l'abdomen. L'intestin moyen est d'abord étroit et fragile, ensuite plus large; il traverse le thorax sans circonvolutions et décrit dans l'abdomen deux boucles en S double, posées sur le jabot comme sur un coussinet. Peu après la naissance des deux branches primaires des tubes de Malpighi, le calibre du tube digestif diminue rapidement; l'intestin postérieur, contractile dans toute son étendue, ne semble pas posséder de jejunum proprement dit. A la partie distale de l'intestin postérieur on distingue par transparence de curieux replis de l'intima formant une étroite valvule hérissée intérieurement de pointes triangulaires dirigées en arrière. A la suite de cet étranglement annulaire se trouve une poche oblongue, l'ampoule prérectale qu'un dernier pédicule relie à la vaste ampoule rectale pourvue de quatre vésicules trachéennes. Le rectum aboutit au tubercule anal.

Le proventricule se compose essentiellement d'une sorte de manubrium interne, prolongement de l'intestin antérieur, étroitement encapuchonné par la paroi antérieure épaissie de l'intestin moyen. A la dissection, le manubrium (repli stomodéal) se présente (fig. 77) sous la forme d'un organe arrondi, non mouillable, réfringent, indéformable. On peut le diviser en trois régions : 1° une base s'appuyant elle-même sur un bourrelet circulaire dont la structure histologique nous montrera le rôle ; 2° une

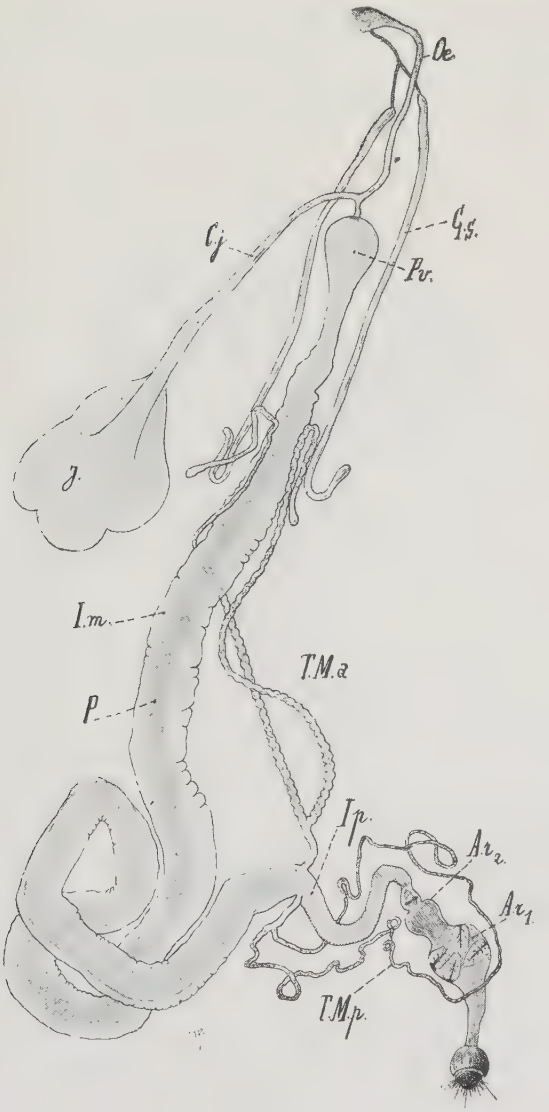

FIG. 76

Drosophila confusa, imago. — Schéma du tube digestif. — C*j*, canal du jabot; P, tube péritrophique vu par transparence; TM*a* et TM*p*, tubes de Malpighi antérieurs (libres) et postérieurs (confluents); Ar_1, ampoule rectale contenant les vésicules; Ar_2, ampoule prérectale.

région moyenne sub-sphérique qui s'amincit brusquement et 3° une pointe plus ou moins festonnée. Observé dans un liquide physiologique approprié (Ringer), ce museau de tanche conserve pendant longtemps une mobilité pouvant à la rigueur justifier le

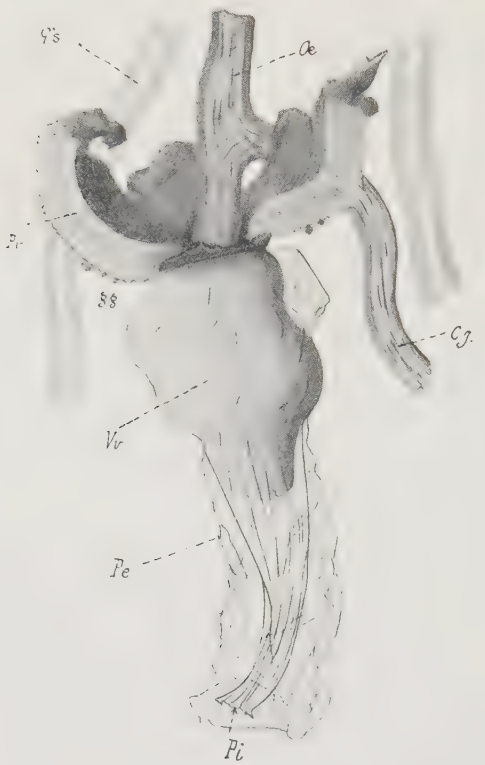

FIG. 77

Drosophila confusa, imago. — Dissection du proventricule. — C*j*, canal du jabot; P*v*, paroi proventriculaire; *gg*, gouttelettes de sécrétion; V*v*, valvule œsophagienne = repli stomodéal; *pe*, *pi*, péritrophiques externe et interne.

nom de trompe (Rüssel) que SCHNEIDER donnait à la valvule tout entière.

L'épithélium proventriculaire s'applique étroitement sur le repli stomodéal; son épaisseur est inégale. Considérable dans la région basilaire, elle diminue fortement en face de la région

moyenne où l'espace périvalvulaire, d'abord bien indiqué, devient imperceptible.

Les coupes transversales et longitudinales (fig. 78) montrent que la portion réfléchie du repli stomodéal diffère de la portion

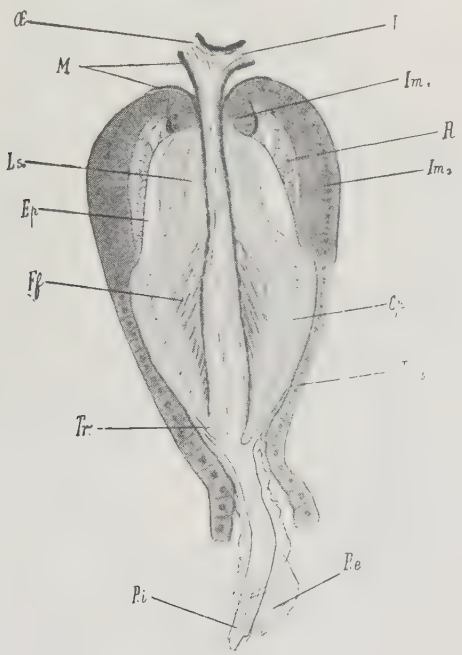

FIG. 78

Drosophila confusa, imago. — Coupe longitudinale du proventricule. — I, canal du jabot; M. musculaire; Im_1, massif sécréteur antérieur; Im_2, paroi du proventricule et ses tractus R; Im_3, paroi du col; L*s*, sinus sanguin intra-valvulaire, traversé par des fibres conjonctives F*f*; E*p*, espace périvalvulaire; T*r*, trompe et ses cellules polyédriques C*p*; P*e*, P*i*, péritrophiques externe et interne.

directe par quelques modifications portant principalement sur la taille des cellules. Celles-ci sont nombreuses, polyédriques, allongées radialement ; leur protoplasme est finement granuleux ; dans la région basilaire cependant, l'épithélium réfléchi est plus comprimé; l'intima est partout difficile à distinguer.

L'espace annulaire qui sépare les deux feuillets de la valvule se montre rempli d'un coagulum éosinophile et doit être consi-

déré comme un sinus sanguin; de longues fibrilles, dirigées dans le sens des cellules polyédriques mentionnées plus haut, traver-

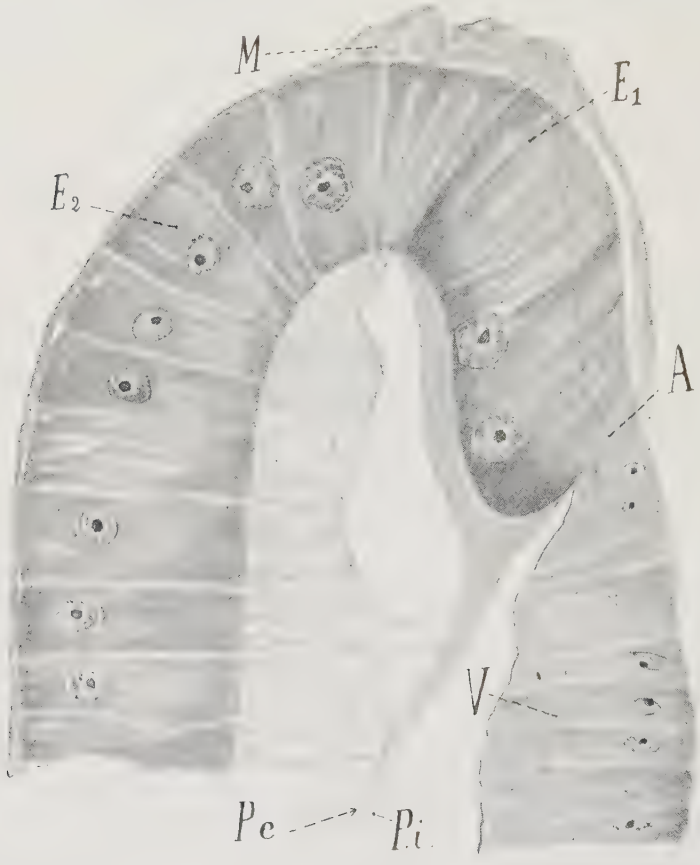

Fig. 79
Drosophila confusa, imago. — Coupe longitudinale dans la partie antérieure du proventricule. — V, repli stomodéal; A, sillon antérieur; E_1, massif antérieur, et E_2, massif postérieur de la paroi proventriculaire; M, musculaire; *Pe*, *Pi*, péritrophiques externe et interne.

sent le sinus de part en part; leur rôle dans les contractions de la valvule a pû être observé directement par transparence sur le vivant. Elles s'opposent à une dilatation exagérée du sinus intravalvulaire et leur raccourcissement entraîne un effet inverse. Ce

double jeu suffit à rendre compte des mouvements de la valvule, tout au moins de la trompe.

Quant à la paroi proventriculaire, elle possède les caractères de différenciation habituellement constatés. Nous la divisons elle-même en deux régions (fig. 79): 1° une région antérieure séparée de l'épithélium valvulaire réfléchi par un sillon étroit et profond. Cette première région correspond au bourrelet annulaire décrit sur le vivant; elle est représentée sur les coupes par un massif de trois ou quatre cellules dont les noyaux sont rapprochés du bord libre. De cette couronne s'échappe une sécrétion visqueuse qui ne tarde pas à s'amincir à l'intérieur même de l'espace périvalvulaire sans intervention d'aucun appareil de laminage. Après quoi la membrane mince ainsi formée s'engage dans la partie resserrée du proventricule où elle ne subit pas la moindre modification dans son épaisseur. Le massif sécréteur en question appartient incontestablement au mésenteron, car le bord libre des cellules qui le constituent montre une fine bordure en brosse colorée en rose, appuyée directement sur la ligne violet-noir des grains basilaires des stéréocils.

2° Le deuxième massif de la paroi proventriculaire différenciée se compose de cellules à peu près identiques aux précédentes, moins fortement colorées cependant, et dont les noyaux s'alignent au niveau du tiers externe de la hauteur de la cellule. Il semble que leur bordure ait subi une déformation spéciale car les cellules se prolongent à l'intérieur de la chambre proventriculaire par une sorte de réticulum à mailles fines plus ou moins anastomosées, réticulum qui vient, en dernière analyse, buter sur la membrane issue du premier massif. Les coupes tangentielles montrent que ce réseau possède la structure même de l'épithélium qui lui a donné naissance, chacune de ses alvéoles correspondant rigoureusement au corps cellulaire sous-jacent. De cette bordure modifiée paraît dériver une seconde membrane qui se superpose exactement à la première et s'engage en même temps qu'elle dans la région resserrée du proventricule.

L'enveloppe péritrophique (fig. 80). — Le tube péritrophique est parfaitement calibré, rigoureusement cylindrique chez le Drosophile bien alimenté, plissé au contraire en un cordon longitu-

dinal flottant chez l'animal qui ne se nourrit pas. Son calibre, qui est fonction du diamètre maximum de la valvule, reste indépendant de celui du mésenteron ; cette constatation démontre son inextensibilité dans le sens transversal. D'une transparence parfaite, la membrane qui le constitue n'offre pas la moindre structure aux plus forts grossissements; elle est homogène, hyaline et dépourvue d'ornements.

Nous attirons l'attention sur un fait important: la membrane

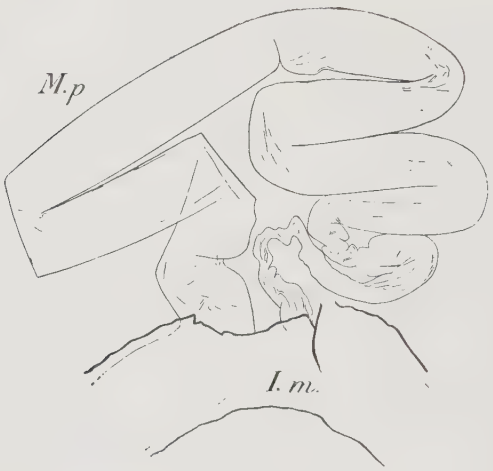

Fig. 80
Drosophila confusa, imago. — Le boyau péritrophique (les deux membranes confondues M*p*), faisant hernie par une déchirure de l'intestin moyen.

péritrophique n'est pas simple comme on serait tenté de le croire. Très fréquemment, on a l'impression d'avoir sous les yeux deux membranes distinctes. Après avoir éliminé l'hypothèse d'une illusion d'optique, nous avons pu, à la suite d'une heureuse dissection, nous convaincre qu'il s'agissait bien de deux membranes superposées. Nous verrons que Chatton admettait également l'existence de plusieurs péritrophiques et nous examinerons en temps et lieu l'explication qu'il en a donnée. A la suite d'observations réitérées, nous sommes en mesure d'affirmer qu'il existe *constamment deux membranes, et qu'il n'en existe que deux.*

Nous les avons, de plus, suivies sur toute la longueur de l'intestin moyen.

Bien avant d'avoir reconnu l'existence d'une péritrophique double chez les Drosophiles, nous avions eu l'impression que la production du tube au niveau du proventricule pouvait s'effectuer en deux temps, le bourrelet basilaire sécrétant la membrane, et les cellules de la paroi proventriculaire venant la renforcer du

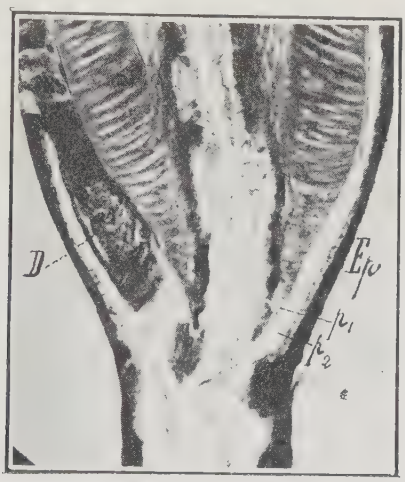

Fig. 81

Drosophila confusa, imago. — Coupe longitudinale intéressant le col du proventricule. — E*p*, paroi proventriculaire, délaminée en D; p_1, p_2, les deux péritrophiques (× 230).

produit de leurs propres sécrétions. Mais une étude plus approfondie nous a prouvé que les deux membranes se retrouvent à l'intérieur du proventricule. Après de multiples essais, nous sommes parvenu à les dégager de la valvule œsophagienne qu'elles coiffent toutes deux *jusqu'à sa base*. La péritrophique interne se présente comme une membrane relativement épaisse et consistante, fortement plissée dans le sens longitudinal (1); quant à

(1) Antérieurement, il s'agit simplement de plis parallèles correspondant sensiblement aux festons de la trompe; des plis secondaires apparaissent ensuite.

la péritrophique externe, elle est beaucoup plus mince et plus fragile, légèrement froissée. Nous avons de bonnes raisons de penser que la première dérive, à l'état de sécrétion visqueuse rapidement solidifiée, du bourrelet basilaire, tandis que la seconde serait élaborée par la paroi épaissie du proventricule. Les deux membranes se trouvent alors étroitement superposées; malgré tout elles ne se fusionnent pas.

La trompe reste mobile à l'intérieur du tube péritrophique ; mais il n'est pas permis de penser que ses mouvements de compression puissent suffire à assurer la progression du bol alimentaire qui, d'ailleurs, est loin de constituer un bloc unique. La double membrane peut être suivie jusque dans l'ampoule prérectale; il est probable qu'elle se trouve plus ou moins dilacérée à ce niveau par les pointes chitineuses qui tendent, d'autre part, à l'évacuer. Les déjections des Drosophiles sont liquides, mais nous y avons trouvé régulièrement des fragments de péritrophique, de longueur à peu près constante, indice d'une évacuation périodique de cette formation.

Ajoutons que l'acide sulfurique à 66° Bé, à froid ou à chaud, n'a aucune action dissolvante sur l'une ou l'autre de ces membranes; il semble seulement les amincir par déshydratation. En même temps, les tissus environnants se trouvent détruits et c'est en grande partie à cette circonstance que nous avons dû de pouvoir élucider sur le vivant la question des péritrophiques doubles.

Nous avons soumis à l'examen des embryons de Drosophile extraits de l'œuf quelques heures avant l'éclosion attendue, alors qu'ils commençaient à s'agiter à l'intérieur de la coque ; nous avons pu constater que la jeune larve possède déjà à ce stade un boyau péritrophique normal régulièrement cylindrique d'environ 25 μ de diamètre.

Remarque concernant la paroi proventriculaire. — Nous signalerons en passant une anomalie constatée chez l'un des Drosophiles étudiés: la paroi spécialisée du proventricule présentait une forte délamination interne sur l'une de ses faces. Ce dédoublement déterminait ainsi la formation d'un repli épithélial dirigé en arrière, homologue de la bague externe du Chironome. A plu-

sieurs reprises, dans divers groupes d'Insectes, nous avons relevé cette tendance de la paroi proventriculaire à une délamination dont la réalisation parfaite est normale chez les Chironomides.

Familles voisines

Nous memtionnerons simplement pour terminer trois autres familles d'*Acalypterae* sur lesquelles nous avons pu recueillir quelques documents.

I) *Ephydridae.* — Très voisine des Drosophiles est l'*Ephydra riparia* Fall. dont le proventricule sphérique et la profonde invagination stomodéale ont été soigneusement décrits par TRAGARDH (1903). Le même auteur a également signalé dans cette espèce l'absence de jabot aspirateur; il ne mentionne pas l'existence d'une péritrophique.

II) *Cordyluridae* (*Scatomyzidae*). — Nous avons observé sur coupes longitudinales le proventricule de *Scatophaga stercorata* adulte; il est voisin de celui des *Calypterae* (Muscides et Sarcophagides) dont nous allons aborder l'étude.

III) *Oscinidae.* — WANDOLLECK (1899) a donné de la larve de *Platycephala planifrons* une description détaillée, sauf en ce qui concerne le tractus digestif. Les cellules claires du proventricule sont, sur leur seule apparence, considérées comme sécrétrices; d'autre part, sur les coupes transversales — les seules que l'auteur ait figurées — ces cellules se montrent constamment recouvertes d'une couche homogène d'épaisseur variable qui représente un coagulum. Le proventricule n'est, à ce compte, qu'un foyer de sécrétion à parois extrêmement minces. Les cellules de l'intestin moyen sont grandes, coniques, pourvues de gros noyaux, et doublées intérieurement d'une « feinen, strukturlosen Intima ».

En 1923, FREW décrit chez la larve de *Chlorops toeniopus* Meig, un proventricule semblable à celui de la Mouche domestique; toutefois, « there is no peritrophic membran in the midgut ».

Schizophora Calypterae

Famille des Muscidae

Etude de *Musca domestica* L. — Nous n'avons pas consacré d'étude spéciale à la larve de la mouche commune. Nous rappellerons qu'en 1887 Kowalewsky en comparait justement le proventricule à un entonnoir à double paroi. Pour lui, la valvule n'a d'autre but que d'empêcher la pénétration dans l'intestin de particules de grande taille et de ne permettre en quelque sorte que l'arrivée de subtances liquides. K. ne fait pas mention de la membrane péritrophique.

Hewitt (1918) ne voit dans la péritrophique des Insectes que l'intima chitineuse du mésenteron flottant librement dans la lumière de ce dernier. Chez la larve de *Musca*, il n'existerait pas de semblable formation; mais l'intestin posséderait cependant une doublure de consistance muqueuse; il est également impossible d'extraire quelque précision de sa description du proventricule.

En ce qui concerne l'imago, les zoologistes en ont donné d'innombrables descriptions; mais la péritrophique n'a été que rarement mentionnée. Weismann (1864) s'est efforcé de considérer l'intestin des Insectes sans aucune idée préconçue de comparaison avec les Verterbrés; il ne trouve, dans l'intestin moyen de la Mouche, qu'une simple couche de cellules polygonales limitées par une intima anhiste. Au contraire, Prowazek (1904) insiste sur le fait que le bol alimentaire se trouve séparé de l'épithélium intestinal par une membrane « chitinige, flüssige » de forme tubulaire qui débute à l'intérieur même du proventricule. Il voit dans cette membrane l'équivalent du Trichter de Schneider; l'entonnoir est évacué sans discontinuer, à l'état fragmentaire, en même temps que les fèces, tandis qu'il est sans cesse reconstitué dans sa région antérieure.

Recherches personnelles. — Le tube digestif de la Mouche (fig. 82), débute par un œsophage fin et allongé qui reçoit, au moment de pénétrer dans le proventricule, le canal du jabot (abdominal). Au proventricule fait suite un long intestin moyen, subcylindrique et couvert de villosités dans sa région proximale,

lisse et dilaté dans sa portion distale. Des quatre tubes de Malpighi issus des deux troncs latéraux, les antérieurs sont indépendants et se terminent en cæcum après une boucle; les postérieurs sont, au contraire, confluents et enserrent dans leurs replis la

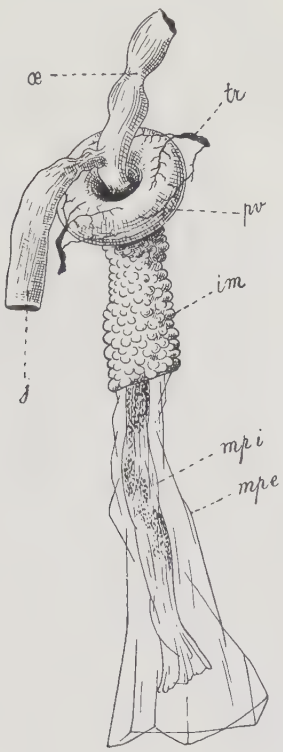

Fig. 82

Musca domestica, imago. — Région proventriculaire. — J, canal du jabot; *tr,* rameaux trachéens; *mpi, mpe,* membranes péritrophiques interne et externe.

totalité du proctodéum relativement court et terminé par une ampoule rectale à quatre vésicules.

Le proventricule est un organe en forme de toupie surbaissée dont le plan d'organisation ne diffère pas de celui que nous avons déjà proposé comme type. Cependant, les parois constituantes subissent quelques modifications de détail. En effet, (fig. 83),

l'œsophage se dilate à l'intérieur du proventricule en un organe fongiforme dont la partie inférieure, creusée d'une cannelure circulaire, présente la forme d'une coupe. La paroi du proventricule offre elle-même à considérer : 1° un massif en forme de bourrelet annulaire épousant la cannelure dont il vient d'être question ; 2° un renflement qui s'amincit graduellement jusqu'à la pointe du proventricule.

La partie en forme de coupe représente la paroi réfléchie du repli stomodéal. Elle se colore en rose par l'éosine; ses cellules, pressées, allongées normalement à la surface, ont leur noyau

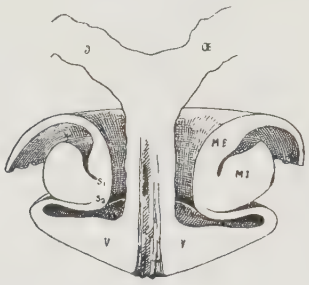

Fig. 83
Musca domestica, imago. — Coupe longitudinale schématique du proventricule. — *Mi,* massif interne; *Me,* massif externe; S_1, sillon marginal; S_2, sillon valvulaire; V, valvule fongiforme.

situé vers le tiers externe ; elles sont dépourvues de bordure en brosse, mais limitées par une fine cuticule. Quant aux cellules de la paroi différenciée du proventricule, elles prennent fortement l'hématoxyline. Leur protoplasme est dense, opaque et granuleux; le bourrelet circulaire apparaît sur les coupes (fig. 84) sous forme d'un massif cellulaire dont les éléments sont disposés en éventail, déversés dans l'intérieur de la cavité périvalvulaire, mais inégalement : la plage qui regarde le fond de la cannelure n'est que l'ensemble des faces libres de toutes ces cellules allongées et possède, en conséquence, une bordure extrêmement active. L'autre face, beaucoup moins développée, ne semble jouer aucun rôle sécrétoire important. Quant au renflement pariétal, c'est un massif cellulaire très dense, à cellules allongées,

dont le noyau, médian, est fréquemment séparé du bord libre par une vacuole claire. La face interne du massif est, tout comme celle du bourrelet, pourvue d'une haute bordure en brosse. Ces

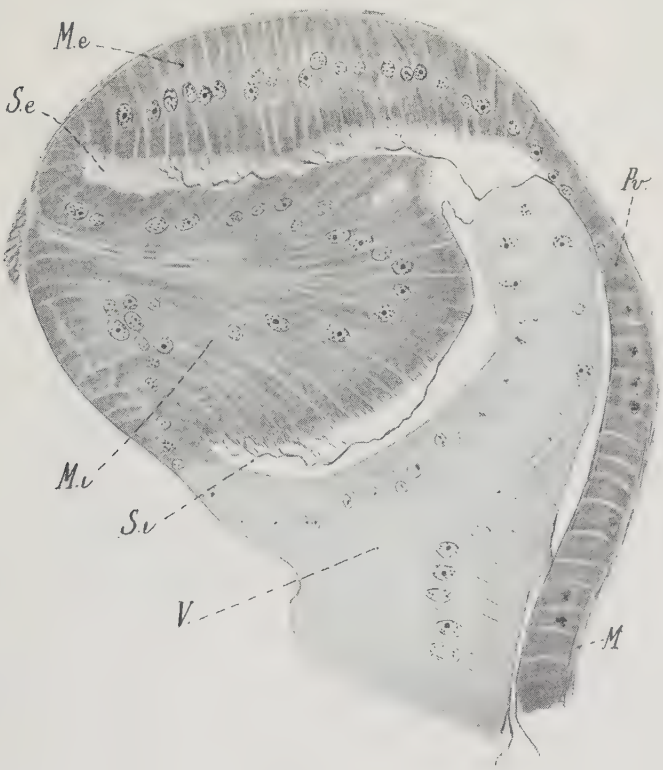

Fig. 84

Musca domestica, imago. — Demi-coupe longitudinale du proventricule. — V, valvule fongiforme; P_1, paroi du proventricule; M*e*, massif externe; S*e*, sillon externe ou marginal avec la péritrophique externe; M*i*, massif sécréteur interne; S*i*, sillon interne ou valvulaire avec la péritrophique interne; M, musculaire.

massifs délimitent deux sillons profonds, le *sillon interne ou valvulaire* (S.i) *et le sillon externe ou marginal* (S.e). Au niveau où cet épithélium différencié vient recouvrir la valvule, sa bordure se réduit brusquement ; ses cellules, devenues cubiques, à

noyau central, ne semblent plus jouer qu'un rôle de recouvrement. Le proventricule est enveloppé d'une tunique musculaire faible, mais continue.

La limite entre le stomodéum et le mésenteron doit être cherchée au fond du cul-de-sac qui divise en deux le manubrium valvulaire, lequel est ainsi d'origine mixte comme nous l'avons déjà signalé dans plusieurs groupes.

Le tube péritrophique. — On constate à la dissection la pré-

Fig. 85
Musca domestica, imago. — Fragment de coupe longitudinale à travers le proventricule (voir fig. 84) (× 320).

sence d'un tube péritrophique s'étendant sur toute la longueur de l'intestin moyen et sur la partie antérieure de l'intestin terminal. Ce tube est, comme chez les Drosophiles, à *double membrane.* La *péritrophique interne* constitue un boyau anhiste, transparent, plus ou moins irrégulier, finement plissé dans le sens longitudinal, parfois chiffonné ou replié sur lui-même; elle est insoluble dans les acides forts. On la trouve parfois littéralement bourrée de Flagellés; la présence de ces infections massives nous a rendu de précieux services pour la distinction des deux membranes. Le *boyau externe,* tout aussi transparent, est beaucoup plus ample et ne s'applique pas étroitement sur

le précédent: c'est un tube relativement rigide, aux contours géométriques, montrant de larges faces planes, des dièdres et des trièdres caractéristiques. Il semble normalement comprimé dans l'intestin et manifeste une certaine expansibilité. L'addition de $SO^4 H^2$ concentré ne modifie en rien son aspect, fait qui atteste sa faible teneur en eau.

Si les deux péritrophiques, grâce à leur aspect différent, se laissent clairement distinguer l'une de l'autre sur le frais, elles sont, par contre, assez difficiles à observer sur les coupes. Nous avons réussi cependant à en déceler la coexistence à l'intérieur même du proventricule d'où elles tirent toutes deux leur origine (fig. 84 et microphot. 85).

Origine des péritrophiques. — On se rend compte, dès la dissection, que la péritrophique interne coiffe exactement l'expansion fongiforme du repli stomodéal et s'insère dans le sillon valvulaire. On parvient cependant à l'en détacher par addition d'une goutte d'acide acétique. Les coupes sagittales du proventricule confirment nettement cette observation et montrent que la formation d'une membrane à l'intéreur du sillon est due à l'activité de la bordure du massif annulaire; la membrane ainsi sécrétée se moule comme d'habitude sur la valvule œsophagienne où elle acquiert ses caractères définitifs. La péritrophique externe prend naissance d'une manière tout à fait comparable dans le sillon marginal. Sécrétée par les cellules à bordure de la paroi externe, elle vient se mouler sur la face passive du massif interne. Vers la pointe du proventricule, il est possible, dans les cas les plus favorables, de distinguer les deux membranes cheminant côte à côte.

Le tube trophique se poursuit tout au long de l'intestin moyen et franchit sans modifications la valvule pylorique. On le retrouve insinué dans les replis de l'intestin postérieur, fortement teinté par l'hématoxyline. Mais il ne dépasse pas, sinon à l'état fragmentaire, la valvule prérectale. Il se produit, en effet, à ce niveau, une véritable dilacération due à la présence, à la surface de l'intima qui précède immédiatement la valvule, de pointes triangulaires très acérées, dirigées en arrière. Ces pointes existent, du reste, dès le début du jejunum, sur les plis longitudinaux

de l'intima; elles augmentent d'importance à mesure qu'on se rapproche de la valvule en même temps que leur pointe devient plus longue et plus acérée; la puissance de l'assise musculaire péri-intestinale suit une progression analogue. L'occlusion de la valvule est assurée par un prolongement de l'assise musculaire fonctionnant comme sphincter.

Cas de Musca corvina Fab. — Nous avons étendu nos recherches à *M. corvina* qui nous a donné des résultats comparables. Les pointes de la région prérectale sont encore plus développées que chez *M. domestica.*

Etude de Calliphora eythrocephala Meig. — Lowne a publié de 1893 à 1895 un important ouvrage — dont certaines figures sont malheureusement devenues classiques — sur l'anatomie, la morphologie et le développement de *C. erythrocephala.* Si Weismann considère — à tort ou à raison — le proventricule comme un organe glandulaire, si Emery lui assigne, en général, une fonction aspiratrice. L. le tient pour une manière d'estomac masticateur à parois épaisses (thick walled). Quant aux « cellules claires », du repli stomodéal, il a l'impression qu'elles sont « not unlike the epithelium of the human stomach » ! La coupe médiane du proventricule — assez peu fidèle par ailleurs — ne porte pas la moindre trace de péritrophique.

En 1900, Berlese donne, par contre, une coupe schématique du proventricule où se trouve figurée une péritrophique en relation avec les massifs cellulaires qui lui ont donné naissance. Pour lui, la paroi externe de la valvule cardiaque (ici, valvule cardiaque = proventricule) appartient au mésenteron et c'est elle qui sécrète la membrane. « Si vede una gocciola sortire da ciascuna cellula e tutte le gocciole sortono simultaneamente : quindi vengono a contatto e formano uno strato continuo, che è discosto dalle cellule da cui ha avuto origine. Intanto che questo primo strato rassoda e si sposta verso il mesenteron, trascinato in basso dal postintestino,..... altre gocciole si formano alla medesima maniera e si forma un nuovo strato in continuazione del precedente... » Bien que les cellules de la paroi proventriculaire ne diffèrent pas essentiellement, au point de vue morphologique,

des cellules banales du mésenteron, elles n'en restent pas moins spécialisées.

L'importance du proventricule n'a pas échappé à Perez, dont on connaît l'important travail sur le développement de métamorphose de *C. erythrocephala* (1910 b). Un excellent schéma du proventricule larvaire montre la péritrophique en place et ne laisse aucun doute sur son origine. Chez la larve, on est conduit à supposer que le proventricule appartient à l'intestin moyen dont il n'est que le prolongement antérieur; chez l'imago, il n'est pas douteux qu'il dérive de l'anneau imaginal. Les cellules claires de l'œsophage acquièrent, dès le sommet de la valvule, « un protoplasme dense, nettement éosinophile, à texture fibrillaire, normale à la surface... Le feuillet épithélial qui limite le proventricule présente une texture analogue de ses cellules mais avec une affinité plus marquée pour l'hémalun qui lui donne une teinte violette toute différente. En outre, la surface épithéliale du champignon (la valvule) est seule à sécréter, en continuité avec l'œsophage, une intima chitineuse; seule, elle se caractérise ainsi comme appartenant au stomodéum; le reste du proventricule reste nu ».

Nous verrons qu'il possède un plateau strié extrêmement actif.

Recherches personnelles. — Nos recherches ont porté sur la même espèce *C. erythrocephala,* plus commune que *C. vomitoria* L.

A) *Larves.* — Le tube digestif de la larve est comparable à celui des larves des Muscides précédemment étudiés. Il existe un jabot volumineux dans lequel doit avoir lieu, grâce au travail de nombreuses bactéries, la digestion des aliments, comme le pense Perez (1910 b) après Guyénot (1907) et Bogdanoff (1908) qui en a fait la démonstration expérimentale. Ainsi s'explique que les cellules de l'intestin moyen soient toujours bourrées de graisse, ce qui traduit une grande activité de l'absorption. Cependant, il faut remarquer que ces mêmes cellules possèdent en même temps une bordure bien caractérisée et, de ce fait, qu'elles ne semblent pas avoir perdu la faculté de déverser leurs sécrétions. On trouve un proventricule globuleux dont la pointe est entourée de quatre diverticules en cæcum. Nous n'in-

sisterons pas davantage sur la description de cet organe, conforme en tous points à celui des larves de *Drosophila*.

De même, l'étude histologique nous conduit à des résultats identiques: le feuillet réfléchi du repli stomodéal est formé des mêmes cellules claires à la périphérie desquelles on peut remarquer avec PEREZ « une multitude de petits grains chromatiques représentant sans doute les fines gouttelettes de substance encore fluide qui vont se fusionner pour constituer la cuticule de chi-

FIG. 86
Calliphora erythrocephala, larve. — Rapports de la péritrophique avec les cellules de la paroi proventriculaire. — C, cellules claires du feuillet valvulaire réfléchi.

tine. » Les deux feuillets valvulaires ne sont point accolés ; la bande des cellules claires, dépourvue de musculaire externe, se sépare du feuillet direct vers le milieu de sa longueur, donnant ainsi une forme renflée à la valvule et délimitant un sinus circulaire dans lequel s'infiltre régulièrement, et non exceptionnellement comme le suppose PEREZ, une assez grande quantité de liquide sanguin.

Les cellules de la paroi proventriculaire se distinguent par les caractères histologiques habituels et possèdent une bordure d'une extrême finesse sur laquelle est couchée, au moins dans le fond

du proventricule, la membrane péritrophique. Cette bordure, d'ailleurs, s'abaisse à partir de l'équateur de l'organe pour devenir nulle au niveau de l'étranglement terminal. D'où la division facile du proventricule en deux régions: l'une proximale ou fundique où l'épithélium à bordure développée coiffe de près la valvule œsophagienne: c'est la *région de production de la péritrophique* (fig. 86); l'autre distale, à bordure décroissante, où la membrane se libère plus ou moins de l'épithélium formateur non sans adhérer par places au repli stomodéal. La péritrophique est alors définitivement constituée, son calibre étant fonction de celui de la valvule.

La hauteur moyenne du plateau strié est de 1,4 μ pour les cellules du mésenteron; elle atteint et dépasse 5 μ dans la portion proventriculaire.

B) *Imago*. — Le proventricule de *Calliphora* ne diffère de celui de *Musca* que par de minimes variations de degré dans l'importance relative des massifs sécréteurs différenciés. Ici encore, nous trouvons un tube péritrophique à double membrane. La valvule prérectale, plus nettement accusée que chez la Mouche, possède de fortes épines dont l'extrémité est faite de chitine jaune.

Etude de *Stomoxys calcitrans* L. — Après avoir étudié quelques types communs de Muscides à trompe molle, nous avons étendu nos recherches à un Muscide vulnérant, à trompe perforante.

Stomoxys calcitrans L. a été étudié avec assez de détail par un grand nombre d'auteurs parmi lesquels il convient de citer en premier lieu Tulloch (1906), puis Jegen (1924) qui s'attarde plus longuement que son devancier à la description anatomique du tube digestif. Il décrit le proventricule comme un simple bourrelet musculeux pourvu de nombreux troncs trachéens. L'épithélium intestinal subit périodiquement un processus de desquamation au cours duquel doivent être déversés les enzymes. La bouillie nutritive n'est pas en contact direct avec la paroi intestinale. mais bien « vor einer flüssigen Masse umschlossen ». Seules, les substances extraites de la bouillie traversent cette couche.

Recherches personnelles sur l'imago. — Nous ne reviendrons pas sur l'anatomie du tube digestif figurée par TULLOCH, et qui ne diffère en rien, au moins extérieurement, de celle de la Mouche domestique.

Le proventricule est également du même type; de même que chez la Mouche, on voit sur le frais deux péritrophiques concentriques, l'interne plissée longitudinalement, l'externe plus lâche, à plis rectilignes ou faiblement incurvés délimitant des surfaces géométriques. Les coupes montrent ces deux membranes parfaitement séparées, avec les caractères précédemment décrits.

***

Les Glossines. — Nous n'avons pas étudié les Glossines; mais nous devons mentionner à cette place les recherches que STUHLMANN a effectuées à leur sujet. Dans une première série d'observations (1905), S. avait admis que la péritrophique (Trichter) était une production du proventricule. Mais il a été amené par la suite (1907) à penser qu'elle pouvait bien être éliminée périodiquement par la surface de l'intestin (moyen) tout entier. Ce dernier est revêtu d'une cuticule qui paraît être l'homologue d'un « Stäbchensaum » et qui se soulève lorsque les cellules sous-jacentes, jusque là inactives, commencent à fonctionner. Plus tard, une nouvelle cuticule se reforme. Le proventricule renferme d'autre part des membranes plissées hyalines (péritrophiques), de sorte que le sang aspiré par l'insecte se trouve endigué en totalité et sans solution de continuité par cette enveloppe fine et transparente dont la fonction de protection reste assez douteuse. Une péritrophique plissée existe dans l'intestin vide d'une Glossine sans nourriture. Il est hors de doute pour S. qu'il s'agisse là d'un produit d'excrétion des cellules épithéliales du mésenteron, la membrane ne dépassant pas, au surplus, la barrière pylorique. Mais comme, par définition, le mésenteron ne sécrète pas de chitine, on a affaire à une sécrétion « quelconque », ou bien à une modification du plateau strié.

WIGGLESWORTH (1929) n'arrive pas à confirmer les hypothèses de STUHLMANN. Son attention est retenue par le proventricule. Les cellules fortement colorées du bourrelet épithélial annulaire

renferment quelques vacuoles claires, et de nombreux globules de sécrétion sont déchargés à travers leur bordure. La paroi réfléchie du repli stomodéal se trouvant en contact avec leur surface, il en résulte une compression de leur sécrétion et, à la fois, un moulage et un laminage de la péritrophique. Il y a sans doute collaboration des cellules du début de l'intestin moyen dont la sécrétion a été nettement observée six heures après le repas. La péritrophique serait produite rapidement au cours de la digestion; elle fuirait sous la pression du sang (1); elle serait reformée à chaque repas en partie ou en totalité, car une quantité variable de membrane rejetée est toujours présente dans l'intestin postérieur (rectum). Dans le but de confirmer son hypothèse, W. s'efforce d'établir, au moyen de mensurations suivies de calculs géométriques, la provenance de la membrane péritrophique.

Nous savons qu'en 1929-30 le même auteur a cru pouvoir étendre son hypothèse à la plupart des Ordres d'Insectes et retrouver partout un *processus de compression* de la membrane dû au jeu des sinus valvulaires.

Plus près de nous encore, Hoare (1931) décrit chez les Glossines un tube cylindrique chitineux qui parcourt l'intestin dans sa totalité, véritable dialyseur qui isole en même temps le bol alimentaire; il admet l'hypothèse de Wigglesworth relativement à l'origine de ce tube, tenant seulement pour invraisemblable la production de la membrane par poussées dans l'intervalle desquelles l'intestin en serait dépourvu. Il est plus rationnel de penser, selon lui, qu'un second repas, stimulant l'activité du proventricule, détermine la sécrétion d'une portion de membrane grâce à laquelle le tube trophique, sollicité en même temps par les contractions péristaltiques de l'intestin et entraîné par les épines de la valvule prérectale (2), est simplement déplacé en direction du rectum et évacué par défécation.

Enfin, nous devons faire une place spéciale à l'hypothèse de Roubaud (1919). Pour lui, la Glossine est un hématophage strict et n'a besoin — à l'inverse des Moustiques ou des Stomoxes

(1) Nous retrouvons là l'hypothèse de Schaudinn.

(2) La valvule (prorectal valve) agit à la manière des secoueuses de moissonneuses.

— d'aucune quantité d'eau complémentaire pour effectuer sa digestion. Chez la larve, on rencontre, au fond du proventricule exclusivement, à la limite stomo-mésentérique mais sur territoire endodermique, des cellules remplies de faisceaux denses et colorables de Levures symbiotiques. « Il y a lieu de considérer que les cellules a levûre... sont des cellules à fonction apparente de sécrétion. On doit leur attribuer la sécrétion de la membrane péritrophique ».

Conclusions relatives aux Muscidae

A) *Larves* (*Calliphora erythrocephala*). — En opposition avec la larve de *Drosophila* qui en est complètement dépourvue, la larve de *Calliphora* possède un jabot pédiculé volumineux. Son proventricule est comparable, au contraire, à celui des *Acalypterae* (*Drosophila* et un Cordyluride, *Scatophaga*); le plan d'organisation de ce proventricule est en quelque sorte annoncé par les Syrphides (larves d'*Eristalis* et de *Microdon*). La portion réfléchie du repli stomodéal est faite de cellules claires; il existe constamment un sinus sanguin intravalvulaire.

En relation avec cette disposition, on observe une péritrophique unique qui émane de la portion proximale de l'épithélium proventriculaire.

B) *Imago*. — (*Musca domestica, Calliphora erythrocephala, Stomoxys calcitrans*).

1) Il existe un proventricule trochiforme dont le repli stomodéal en forme de coupe porte l'empreinte de deux massifs sécréteurs puissamment développés, qui appartiennent l'un et l'autre à la paroi proventriculaire (mésenteron) et sont séparés par de profonds sillons;

2) Le sac péritrophique est à double paroi et les deux membranes qui le constituent sont d'aspect tout différent. Elles prennent naissance respectivement aux dépens des deux massifs sécréteurs proventriculaires. On les suit jusqu'au delà de la valvule pylorique; elles sont ensuite dilacérées par le jeu des armatures chitineuses de l'intestin terminal.

Famille des Tachinidae

Dans l'intestin d'une larve de *Thrixion,* parasite d'un Phasme adulte, PANTEL (1898) ne trouve que rarement un contenu solide et constate que « la membrane péritrophique, dont l'existence est si générale, n'est représentée ici par aucun vestige appréciable ». De plus, la larve est dépourvue de proventricule; on ne trouve à cette place que des cellules qui sont la continuation directe de celles de l'œsophage et qui, rappelant la structure de la chorde des Vertébrés, seraient de nature « squelettique ». Cette disposition simplifiée apparaîtrait comme une régression due à la vie endo-parasitaire de la larve. Les cellules squelettiques, qui ne sont autres que les « helle Zellen » de WANDOLLECK, déverseraient directement le produit de leur sécrétion sans l'intermédiaire d'un réservoir (le proventricule) sur la masse alimentaire à sa sortie de l'œsophage.

Devant la singularité de cette conception, on peut se demander si PANTEL n'a pas eu sous les yeux un proventricule « désembouti » par traction longitudinale et dont les trois feuillets, primitivement superposés, seraient venus sous cette influence se mettre dans le prolongement l'un de l'autre ?

En 1928, THOMPSON donne une bonne figure d'un autre Tachinide à l'état larvaire (*Digonichaeta setipennis* Fall.) et remarque, de même, que le contenu du canal alimentaire ne paraît entouré d'aucune membrane particulière.

Recherches personnelles. — Nous avons eu nous-même (1930) l'occasion d'examiner, sur le frais seulement, quelques larves de Tachinides parasites de *Forficula* — malheureusement indéterminées — très voisines d'aspect de la larve de THOMPSON. Ces larves possédaient un intestin moyen relativement allongé, pourvu à sa partie antérieure d'un proventricule piriforme dans lequel nous avons trouvé une valvule extrêmement compliquée; sa région basilaire, arrondie, était surmontée d'un mince pédicule qui s'élargissait finalement pour donner une sorte de coupe de calibre égal à celui de la pièce de base. Il y avait, accumulée dans l'intestin moyen, une longue péritrophique molle, rigoureusement calibrée même à vide. La présence de cette membrane unique, mince et transparente, semble bien en rapport avec l'exis-

tence d'un proventricule *s. str.* dont la cavité est close grâce à la présence de l'appendice évasé.

Imago de *Panzeria (Olivieria) lateralis* Fabr. — Le proventricule renferme ici un repli stomodéal en forme de coupe simple, dont la dépression supérieure, ou antérieure, supporte l'unique massif sécréteur différencié; les cellules de ce massif sont pourvues de noyaux volumineux de même que celles du mésenteron tout entier; leur bordure sécrète activement sur la valvule, et la membrane simple qui en résulte s'écoule comme d'habitude en coiffant étroitement le chapeau du champignon valvulaire.

En somme, chez *Panzeria,* le plan d'organisation du proventricule est celui des Muscides; mais le massif sécréteur marginal fait défaut ainsi que le sillon correspondant. La membrane unique est une péritrophique interne.

Famille des Oestridae

Suivant Scheiber (1862) l'intima œsophagienne, chez les larves de *Cephalomyia* et de *Cephenomyia,* se réfléchit sur le bord externe de la valvule et de là se poursuit à la surface de l'épithélium stomacal sous forme d'une membrane chitineuse fine et hyaline. Cette membrane manquerait chez les larves de *Gastrophilus* et d'*Hypoderma.*

Famille des Sarcophagidae

Recherches personnelles. — Nous n'avons étudié que la région proventriculaire de *Sarcophaga* sp. (imago) sur coupes longitudinales. L'allure de cet organe est celle que nous avons rencontrée chez les Muscides. Au point de vue de la topographie des massifs sécréteurs, les *Sarcophaga* seraient en quelque sorte des formes intermédiaires entre les *Musca* et les *Calliphora.* Il existe, en effet, un massif interne en forme de pli déversé et un massif externe qui est une simple dilatation de la paroi proventriculaire. Les deux péritrophiques issues respectivement de chacun de ces massifs ne se confondent pas; la péritrophique externe est plus mince que l'interne, circonstance due sans doute au plus faible volume du massif sécréteur correspondant; dans la suite, elle se trouve renforcée par l'apport des sécrétions de l'intestin moyen.

APHANIPTÈRES

Il n'est pas question de péritrophique chez *Pulex irritans* L, dans le mémoire de Furlonge (1872-74). Plus récemment Harms (1912) a publié une très belle étude anatomique du tractus intes-

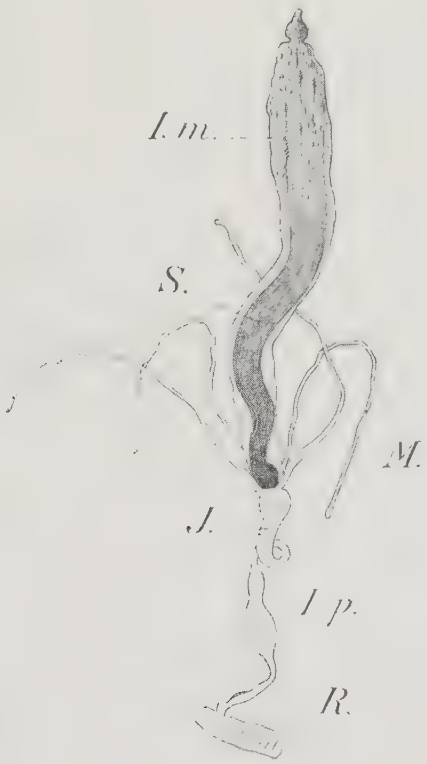

Fig. 87
Ctenocephalus canis, larve. — Croquis du tube digestif. — S, sac péritrophique; M, tubes de Malpighi; *j*, jejunum.

tinal de la larve de *Ctenocephalus canis;* il montre que le jabot a été considéré à tort par les auteurs comme un proventricule ; c'est la même erreur que Mœbusz a commise à propos de la larve d'*Anthrenus*. Le mésenteron possède une bordure en brosse, mais pas d'intima chitineuse. Aucune allusion à la membrane qui entoure les aliments, puis les résidus.

Recherches personnelles. — Nous avons examiné sur le frais quelques larves de *Ctenocephalus canis* Dugès et nous donnons un croquis de leur tube digestif (fig. 87). On voit que l'œsophage se termine par un léger renflement musculeux ordinairement gorgé de sang; il n'existe pas de valvule proprement dite, mais une très courte collerette qui s'évase dans la lumière de l'intestin et qui joue peut-être le rôle d'une pompe aspirante et foulante. Le boudin péritrophique a l'aspect d'un corps élastique et n'est pas évacué à l'état fragmentaire. Les crottes que l'on trouve dans le récipient où vivent les larves sont entourées d'une membrane qui représente à coup sûr le sac péritrophique tout entier. Ce boyau, peu apparent dans la région proximale de l'intestin moyen, devient de plus en plus accusé lorsqu'on se rapproche de la valvule pylorique, où il y a accumulation de matières alimentaires. A ce niveau, la membrane est épaisse et d'aspect muqueux. Elle se dissout à peu près instantanément dans l'acide sulfurique. Il est possible qu'elle soit due à une exfoliation de l'épithélium intestinal.

CHAPITRE IX

LES GROUPES COMPLÈTEMENT DÉPOURVUS DE FORMATIONS PÉRITROPHIQUES

HÉMIPTÈRES

La plupart des Insectes décrits jusqu'à présent possédaient, sinon un tube péritrophique parfait, du moins un ensemble plus ou moins organisé et continu de fragments membraneux formant autour du bol alimentaire une enveloppe d'autant plus apparente qu'elle était considérée plus près de la valvule pylorique. Toutefois, les Diptères à l'état d'imago semblaient à cet égard constituer une exception. Nous les avons néanmoins décrits à leur place dans l'ordre systématique, car il est toujours possible d'observer, dans la lumière de leur intestin, des formations assez difficiles à définir, mais qui peuvent, à la rigueur, passer pour des membranes de délamination.

Il n'en va plus de même pour certains groupes, peu nombreux, mais parmi lesquels se trouve en totalité l'Ordre important des Hémiptères, chez lesquels il n'est plus possible d'observer la moindre formation péritrophique. Nous les avons réunis dans ce dernier chapitre.

Anoploures

En l'absence de recherches personnelles, nous nous bornerons à rapporter que ni LANDOIS (1864), ni GRABER (1872) ne signalent de péritrophique chez les Siphunculés: LANDOIS attire au contraire l'attention sur l'absence, chez le *Phthyrius*, de cette « membrana gastri intima » telle qu'on en trouve chez beaucoup d'Insectes. Comme d'autre part, selon lui, les Diptères et les Lépidoptères suceurs en sont également dépourvus, il admet que

la présence de la péritrophique doit être liée au régime alimentaire de l'Insecte.

Kramer cependant (1869) semblait voir chez un Mallophage, le pou de Pigeon (*Philopterus*) une membrane « tout à fait à l'intérieur (du proventricule) » qui lui semblait être l'intima œsophagienne devenue très mince; cette opinion fut vivement combattue par Grosse (1885) qui en prouva expérimentalement l'inexactitude par l'épreuve combinée de la potasse et de la cochenille alcoolique. Pour ce dernier, il s'agit sans doute d'une simple couche muqueuse que le traitement par l'alcool durcit et détache de l'épithélium.

Thysanoptères

Quelques dissections rapides de Thysanoptères (indéterminés) nous ont permis de contrôler le schéma du tube digestif donné par Jordan (1888) pour *Heliothrips Dracoenae* Heeg. A l'endroit où l'œsophage débouche dans l'intestin moyen, un bourrelet circulaire, dépendant du stomodéum, délimite un orifice étroit; nous ne croyons pas devoir lui donner le nom de valvule, car il ne dépasse pas le niveau des cellules épithéliales voisines (25 $\mu \times 10 \mu$) qui l'enserrent à la manière d'un bulbe tuniqué. A propos de cette formation, Jordan écrit : « Kommt es zu einer schwachen Trichterbildung »; il reconnaît d'ailleurs que cet entonnoir est assez rudimentaire, sauf peut-être chez *Phloeothrips* où le tube chitineux qui traverse le Trichter fait quelque peu saillie à l'état libre dans la lumière de l'intestin.

Nous n'avons pas observé traces de membrane autour du bol alimentaire, fait qui est à rapprocher de l'absence de différenciation valvulaire à l'origine du mésenteron.

Hémiptères

Les Gymnocérates aquatiques ont fait l'objet d'une intéressante monographie de la part de Poisson (1924). Chez le *Gerris* par exemple, on trouve une valvule œsophagienne consistant en un simple rétrécissement de la lumière de l'œsophage, une région « d'aspect tubulaire » qui peut faire saillie dans la partie antérieure de l'estomac. Quant à l'intestin moyen, large et renflé dans

la région proximale, allongé et étroit dans sa partie distale, il est caractérisé par le grand développement de son épithélium et la faiblesse de sa musculature. « Je n'ai pas observé dans la région antérieure de l'intestin moyen, dit P., le dispositif signalé chez d'autres Insectes par A. Schneider sous le nom d'entonnoir non plus que la membrane péritrophique de Balbiani. »

Parmi les Cryptocérates du groupe des Nèpes, Leidy (1847) chez *Belostoma,* et Locy (1884) chez *Ranatra* ont signalé, en plus de la musculaire et de la muqueuse interne, une certaine couche dont l'existence paraît à Locy lui-même assez problématique (a disputed point).

En ce qui concerne les Homoptères, même incertitude: Myers (1928) ne fait pas mention d'une membrane interne chez les *Cicadidae.* Chez les *Cercopidae* et les autres Homoptères, les auteurs ne sont pas d'accord au sujet de l'anatomie du tube digestif; la question des membranes internes, à plus forte raison, n'a été soulevée par personne, du moins à notre connaissance; on ne peut interpréter comme péritrophique la couche corticale claire qui borde les cellules épithéliales du mésenteron chez les Psyllides (Witlaczil, 1885), tandis que l'œsophage et l'intestin terminal possèdent une véritable cuticule — comme d'ailleurs également chez les Aphides (Witlaczil, 1882). Davidson décrit chez *Schizoneura lanigera* une valvule œsophagienne, mais ne parle pas de péritrophique. Le *Phylloxera* se rapproche des Aphides, mais ne possède ni valvule œsophagienne (Krassiltschik, 1893, Dreyfus 1894), ni membrane péritrophique (Grassi, 1912). Lemoine (1886) cependant représente une invagination valvulaire importante chez une forme agame aptère du même Insecte.

Recherches personnelles. — L'étude du tube digestif des Hémiptères est pénible en raison des difficultés techniques de la dissection; de plus elle serait de très longue haleine, dans notre cas particulier, les observations devant être multipliées comme chaque fois qu'il s'agit d'établir des résultats négatifs. C'est uniquement le manque de temps qui nous a empêché de reprendre systématiquement la révision des Hémiptères. Néanmoins nous avons soumis quelques types à l'observation et nous nous

bornerons, pour le moment, à consigner les résultats de ces investigations isolées.

Aucun des Pentatomides étudiés sur le frais ne nous a fourni la moindre trace de péritrophique.

Chez le *Reduvius personatus* L., les coupes longitudinales menées dans la chambre antérieure de l'intestin moyen — signalée par Glasgow (1914) dans la majorité des Hétéroptères — montrent que la valvule proprement dite, plus basse que les cellules épithéliales, est doublée d'un tube chitineux mince, sorte de trompe courte qui représente le prolongement de l'intima œsophagienne. Nous n'avons pas vu de membrane trophique.

Parmi les Cryptocères, l'intestin de *Nepa cinerea* L. possède un portion antérieure dilatée dans laquelle ne flotte aucune formation membraneuse. La bordure en brosse est très régulièrement développée, mais d'une finesse remarquable. Sa hauteur ne dépasse par 2 μ. Dans les cas où il est possible de percevoir sur les coupes une apparence de délamination, cette dernière est insignifiante et comme en rapport avec le faible développement de la brosse.

C'est encore une bordure minuscule que nous rencontrons chez *Triecphora* sp., chez les Notonectes, qui sont également dépourvus de péritrophique.

Voici donc un Ordre entier, non des moindres, qui n'a jamais fourni aux zoologistes une seule observation indiscutable de membrane péritrophique. Nous aurons à revenir sur ce fait exceptionnel afin de voir s'il est possible d'en trouver une explication plausible. Dès à présent, nous voudrions signaler le rapprochement qu'on est tenté de faire entre l'absence de tube interne et le faible développement de la bordure en brosse. Cependant, nous rappellerons que cette dernière peut exister, suivant Poisson, à des états très différents; chez les *Gerridae* par exemple, la bordure, pendant une phase d'absorption, peut atteindre la hauteur presque incroyable de 50 μ ! Et la péritrophique, dans ce cas, fait encore défaut. Chez les Cryptocères aquatiques, la bordure présente des corpuscules basaux et des racines implantées dans le corps cellulaire « qui atteignent, dans le cas le plus fréquent, la longueur de la brosse elle-même ». Les

extrémités des racines déterminent une ligne régulière parfois sombre qui est peut-être homologue d'une seconde rangée de corpuscules basaux. En présence de ces deux bordures superposées — ainsi traduisons-nous sans détours l'image que donnent de telles coupes et que nous avons observées chez *Nepa* — nous sommes tenté de reprendre l'interprétation donnée, à propos des Orthoptères, de la genèse des péritrophiques par délamination. En définitive, si l'on peut assister parfois au décollement de lambeaux extrêmement minces, la question se ramène à savoir pourquoi, dans ces conditions, le tube péritrophique *n'est pas réalisé* chez les Hémiptères.

DEUXIÈME PARTIE

Synthèse et discussion des faits

L'exposé méthodique des faits d'observation tirés de la littérature ou dûs à nos propres recherches n'a fait que souligner la complexité du problème des péritrophiques. Pour résoudre ce problème, il est à présent indispensable d'ordonner les résultats acquis ; ainsi pensons-nous pouvoir dégager des conclusions aussi précises que possible concernant la constitution et l'origine de ces membranes.

Remarquons tout d'abord que chez aucune des espèces que nous avons étudiées, nous n'avons trouvé de continuité de substance entre la péritrophique et la valvule œsophagienne; autrement dit, en dépit des apparences, la membrane n'est pas le prolongement de la valvule; de plus, elle n'est pas une sécrétion de cette dernière. Pour cette raison, nous croyons pouvoir, au début de cette discussion, nous affranchir une fois pour toutes de la distinction entre péritrophique et entonnoir. Cette distinction, d'ailleurs tout arbitaire, n'a eu, à notre avis, d'autre résultat que d'introduire une donnée supplémentaire dans le problème qui nous occupe et par conséquent d'en accroître la difficulté. Nous conservons provisoirement, pour la commodité de l'exposition, le terme de membrane péritrophique dans son acception étymologique pour désigner, sans distinction d'origine, toute membrane qui entoure immédiatement le bol alimentaire à l'intérieur de l'intestin moyen.

CHAPITRE PREMIER

EXAMEN CRITIQUE DES DIVERS FACTEURS AUXQUELS ON A CHERCHÉ A SUBORDONNER LA PRÉSENCE DES PERITROPHIQUES. LE RÉGIME ALIMENTAIRE

Tous les Insectes ne possèdent pas un boyau trophique. Il est donc naturel de jeter pour commencer un coup d'œil sur l'ensemble des Ordres et de dresser la liste de ceux qui en sont dépourvus, dans l'espoir que cette méthode statistique pourra répandre quelque lumière sur la signification des membranes internes.

Schneider (1887 a) a écrit que l'« entonnoir » ferait complètement défaut aux Coléoptères Carabides et Dytiscides, aux Hyménoptères Cynipides, Ichneumonides et Tenthrédinides, aux imagos des Lépidoptères, enfin à l'Ordre entier des Hémiptères. Cette affirmation a été admise sans contrôle et reprise dans la plupart des Traités, par Packard (1898) et par Imms (1924) par exemple, de même que dans des mémoires originaux tels que celui de Bordas (1905). Nous en relevons par contre une curieuse rectification dans le Traité magistral de Berlese (1909): «... Si è creduto a torto che mancasse in molti gruppi di Insetti, come Emitteri, Carabidi, Ditiscidi, Icneumonidi, Cinipidi, Tentredinidi, Lepidotteri adulti, ecc... mentre essa è certamente assai diffusa e molto probabilmente in modo affato generale ». Nous ignorons sur quels documents est fondée l'opinion de Berlese. Si, en effet, plus heureux que nos devanciers, nous avons réussi à réduire la liste des Insectes dépourvus de péritrophique, nous n'avons jamais trouvé mention de cette membrane chez les auteurs en ce qui concerne, par exemple, les Hémiptères, et nos préparations n'en portent pas trace. En définitive, d'après nos

propres recherches, la membrane paraît manquer totalement aux Hémiptères et aux Thysanoptères. Nous avons relevé la présence de fragments membraneux chez les Mécoptères; chez les Dytiscides, parmi les Coléoptères, nous pouvons affirmer que l'observation isolée de DEEGENER ne constitue pas une exception, notre microphotographie (fig. 32) en fait foi. Partout ailleurs existe un boyau trophique simple ou complexe, soit à l'état de lambeaux délaminés plus ou moins agrégés, soit à l'état de péritrophique vitreuse rigoureusement calibrée. Nous avons reconnu chez les Lépidoptères adultes (*Pieris*) la présence d'une membrane interne dont nous avons pu préciser l'origine. De même, nous avons constaté que les Ichneumonides, à ce point de vue, ne diffèrent pas essentiellement des autres Hyménoptères étudiés.

Est-il possible, dans ces conditions, de proposer un criterium de la présence ou de l'absence de la péritrophique ? Il n'est guère d'auteur qui n'ait cru trouver ce criterium dans le régime alimentaire de l'Insecte. « Alle den Trichter besitzenden Insecten (und Larven), écrit SCHNEIDER, fressen feste, selbst unverdauliche Stoffe, während die anderen flüssige Nahrung zu sich nehmen ». C'est aussi l'opinion de SCHIMMER (1909), de PACKARD (1898), de DE BOISSEZON (1930). De même LOELE (1914) constate que, chez les Hyménoptères, il n'existe de membrane que dans les types qui prennent une nourriture solide, et qu'elle fait défaut par contre chez *Camponotus, Formica, Chrysis,* les Sphégides, dont l'aliment est liquide. IMMS le répète dans son Textbook (1924) et récemment WIGGLESWORTH signale l'absence de membrane chez les Hyménoptères et Lépidoptères se nourrissant de liquides, comme aussi chez les Dytiscides et les Carabides à digestion extra-intestinale. Il n'y a pas de péritrophique chez les *Phthyrius* (LANDOIS). Tous ces exemples particuliers sont d'ailleurs judicieusement choisis et l'on doit reconnaître que le cas des Hémiptères parle lui aussi dans le même sens. Cependant, LOELE lui-même se trouve assez embarrassé pour expliquer le cas de certains Ichneumonides ou Tenthrédinides dont l'intestin renferme une membrane — qu'il n'est pas éloigné finalement de laisser pour un artifice de préparation. D'autre part, WEHRMEISTER (1924-25) fait observer que, chez les Cécidomyides, la larve d'*Heteropeza,* bien que prenant une nourriture liquide, possède

une membrane normalement développée. Pour lui, la forme considérée dériverait d'une forme ancestrale dont la nourriture habituelle était sans doute solide. La péritrophique, de cette manière, n'aurait pas suivi l'évolution du régime alimentaire et se serait maintenue par hérédité !

Il faut savoir gré à DEEGENER (1910) d'avoir rapporté le cas de son Dytique qui constitue un cas embarrassant.

Enfin, pour KRÜGER (1926), l'entonnoir serait sécrété faiblement chez les Insectes carnassiers et plus fortement chez les saprophages.

Si nous nous reportons à nos propres observations, nous pouvons constater que les cas d'Insectes à nourriture liquide pourvus en même temps d'une péritrophique sont loin de constituer des exceptions. Il ne faut pas perdre de vue que la plupart des Insectes pourvus d'un gésier, bien que prenant leur nourriture à l'état solide, n'absorbent cependant en réalité que le liquide nutritif qui résulte de sa filtration. La Blatte commune est dans ce cas. Chez les Diptères, nous citerons quelques exemples particulièrement démonstratifs: celui de la larve de *Chaoborus*, dont le tube membraneux est parcouru par un liquide très mobile, toutes les parties dures demeurant dans le pharynx lequel est vomi périodiquement par la larve; et surtout celui de la Mouche domestique qui possède une péritrophique double mais en même temps ne peut absorber, en raison de la conformation même de sa trompe, que des aliments dissous au préalable dans sa salive. Rappelons également la constitution du mésenteron de cette larve de Tachinide parasite de *Forficula*, dans lequel nous avons mis en évidence une péritrophique de type Diptère des plus classiques.

Inversement, le boyau interne fait parfois défaut alors que la nature du régime alimentaire semblait devoir faire admettre sa présence *a priori*. Le plus bel exemple de ce genre est peut-être celui de la larve d'*Anthrenus* (MOEBUSZ, 1897), qui lui a précisément permis de soutenir que l'existence de la péritrophique n'est pas sous la dépendance du régime. Le mésenteron de cette larve renferme normalement des corps durs, cheveux, poils, écailles dont la présence justifierait largement une membrane de protection.

Certains auteurs ont avancé que la présence d'une membrane serait exclusivement l'apanage des Insectes végétariens ou des Omnivores (Steudel, 1913, chez *Periplaneta*). Pour Kœnnemann, la larve de *Phalacrocera,* franchement végétarienne, en possède une extrêmement développée, tandis que celle de *Dicranota,* fortement carnassière, en est dépourvue. Or, ce criterium ne résiste pas plus que le premier à l'examen des faits. Si l'on sort, en effet, des Limnobiides, sur lesquels porte exclusivement l'argumentation de Kœnnemann, c'est la règle qui devient l'exception. Chez les Culicides, sans aller plus loin, nous voyons la larve d'*Ecculex,* qui se nourrit de terre et de particules végétales, et la larve de *Tanypus,* carnassière, pourvues toutes deux d'un tube péritrophique. La larve de Taon, active et carnassière, possède également un boyau interne. Rappelons enfin que le sac alimentaire à parois multiples de la larve d'*Aeschna,* bien connue pour sa voracité, renferme de nombreux fragments chitineux, débris des Entomostracés qui composent sa nourriture habituelle.

Remarquons en passant que le régime hématophage semble bien n'avoir également aucune influence sur la constitution d'une tube trophique. Si les Culicides ♀ sont dépourvus de membrane, les Glossines par contre en possèdent une parfaitement développée (Roubaud, *in litt.*); les Stomoxes également, de même que les spécimens de *Musca corvina* que nous avons disséqués, dont le tube rigoureusement clos se trouvait gorgé de sang prélevé sur une plaie.

En définitive, on ne saurait poser en principe que la présence d'un tube péritrophique chez les Insectes soit, même d'une manière générale, fonction de la nature du régime alimentaire, régime auquel l'armature buccale est, par contre, remarquablement adaptée. Bien des tentatives ont été faites dans ce sens ; mais si, dans quelques cas particuliers, elles semblent couronnées de succès, les résultats ne sont susceptibles d'aucune généralisation. C'est donc ailleurs qu'il convient de chercher le conditionnement des membranes péritrophiques; dans cette voie, nous nous efforcerons à présent de grouper les différentes théories qui ont été proposées relativement à leur origine, en y ajoutant l'exposé de nos propres conceptions.

CHAPITRE II

EXPOSÉ DES DIVERSES THEORIES CONCERNANT L'ORIGINE DES PÉRITROPHIQUES

Recherches personnelles sur un Cladocère (Daphnia pulex)

C'est avec raison que Max Müller faisait observer qu'il n'est aucun mode de production qui n'ait été imaginé à propos de la membrane péritrophique. Sa présence à l'intérieur de l'intestin moyen, est bien, pour Moebusz, le seul point sur lequel tous les Trichtertheoretiker se trouvent d'accord. Si ce dernier ne conteste pas d'une manière absolue l'existence de la membrane chitineuse, il lui refuse du moins toute persistance sauf dans les cas des larves à intestin fermé.

Nous savons qu'il n'est pas indiqué de maintenir la doctrine du Trichter. Son auteur est même responsable, aux yeux de Moebusz, des malheurs (Unheil) comme de la confusion que cette théorie a fait naître chez un grand nombre de ses successeurs. Pour fixer les idées, nous n'admettons l'entonnoir ni comme prolongement réel de la valvule ni comme une sécrétion de cette dernière. Mais, si l'on considère ce tube, chitineux ou non, comme le *prolongement apparent* du repli stomodéal, plus ou moins moulé sur lui, il est possible de le retenir comme l'un des aspects que peut revêtir la membrane péritrophique, ainsi que nous le verrons plus loin.

Théorie de la sécrétion salivaire de Pagenstecher

Nous ne faisons que mentionner l'opinion tout à fait isolée de Pagenstecher qui a pu considérer la péritrophique comme un produit de sécrétion des glandes salivaires.

Théorie de la floculation

De même, nous n'insisterons guère sur les idées de FRENZEL pour qui « diese Befunde sich ganz einfach als Gerinnungserscheinungen einer eiweissartigen Masse erklären lassen, welche entweder das Verdauungssekret selbst ist oder von der Nahrung, vielleicht als Pepton, herrührt... » Dans le même ordre d'idées, on a vu que LOELE, après avoir éliminé un certain nombre d'hypothèses, considère la péritrophique en fin de compte, comme une membrane de précipité (imago de *Camponotus*).

Si l'on pense que chez des larves qui viennent d'accomplir une mue et n'ont pris depuis aucune nourriture, il existe déjà dans l'intestin complètement vide une anhiste en voie de formation, l'opinion de la floculation ne peut qu'être radicalement abandonnée.

La péritrophique comme muqueuse

Pour BÜRMEISTER (1832) la membrane interne de l'intestin des Insectes est l'homologue de la *tunica mucosa* (Schleimhaut) des animaux supérieurs. C'est encore une « muqueuse » que WAGNER décrit dans ses larves de Cécidomyies. Nous retrouvons cette opinion exprimée par MINGAZZINI à propos des larves des Coléoptères Phytophages et, suivant STUHLMANN, par LOWNE (1895) pour *Calliphora*. Il ne semble pas que cette manière de voir ait été reprise depuis, sauf peut-être par SIMPSON (1900) chez un Lépidoptère (*Clisiosampa*).

La péritrophique comme intima de l'intestin moyen

Quelques auteurs, à la vérité peu nombreux, ont défini la péritrophique comme l'*intima mésodéale* (OUDEMANNS 1888, suivant STUHLMANN, ADLERZ 1890, cité par CUÉNOT). SCHIEMENZ (*Apis* 1883) décrit les cellules épithéliales de ce compartiment comme recouvertes d'une intima percée de pores, opinion que FRENZEL a eu le mérite de rejeter. La théorie de RENGEL concernant les Hyménoptères Aculéates s'appuie sur l'existence de pauses dans l'intervalle de deux digestions consécutives. Durant ces pauses, les cellules mésentériques se recouvrent d'une fine membrane d'épaisseur et de résistance extrêmement variables représentant

à ses yeux « eine wahre Intima die bei wieder beginnender Sekretion durch das Sekret abgehoben wird, dann frei in der Darmhöhle liegt und schiesslich mit den Exkrementen durch den After ausgestossen wird ».

Hypothèse de l'invagination de la cuticule stomodéale

Nous placerons ici l'hypothèse originale et séduisante de Chatton (1920), imaginée à propos des Cladocères (*Daphnia*), hypothèse qu'il eût été extrêmement intéressant de relier, par une série d'intermédiaires convenablement choisis, aux cas les plus complexes rencontrés chez les Diptères.

L'épithélium œsophagien de *Daphnia magna* « porte une cuticule qui se termine au sillon limite de l'ectoderme (entéro-stomodéal). Cette cuticule est muée périodiquement. Incisée au niveau de la bouche, et séparée ainsi de la cuticule ectodermique, elle est refoulée en doigt de gant dans l'œsophage et, à travers la valvule cardiaque, dans l'estomac où elle se déploie librement. Mais elle reste... suspendue par son insertion dans le sillon entéro-stomodéal ». L'allongement de cette sorte d'entonnoir ne peut être que le fait d'une sorte de vernissage du flux alimentaire, à la sortie du boyau, par les sécrétions de l'intestin moyen qui se condensent à sa surface.

Nous consacrerons, à la suite de cet exposé, quelques lignes à la description du tube digestif des Daphnies ou du moins nous ajouterons au mémoire de Storch (1925) les compléments destinés à former le cadre nécessaire à l'étude de leurs péritrophiques.

Recherches personnelles sur Daphnia pulex. — Le tube digestif de *D. pulex* est un boyau qui, d'une manière générale, suit le mouvement de courbure du corps de l'animal. Grâce à son contenu noirâtre, il est parfaitement visible par transparence au travers de la coque, sans l'emploi d'aucune technique particulière. On peut observer successivement: un œsophage relativement court au milieu duquel se forme périodiquement une petite cavité qui ne tarde pas à disparaître, traduisant ainsi une double action de pompe aspirante et foulante; l'intestin moyen, qui

occupe la presque totalité de la longueur du corps et enfin un intestin postérieur (rectum) extrêmement court, aboutissant à l'anus qui est protégé par deux couronnes de pointes.

L'œsophage est pourvu de muscles circulaires puissants et forme une invagination dans la partie proximale du mésenteron, invagination peu prononcée, arrondie, dont l'intima plissée et légèrement décollée, est visible par transparence. C'est une sorte de bouton multilobé.

L'intestin moyen débute dans la propre direction de l'œsophage; après une première courbure (courbure antérieure) qui le ramène en arrière, on constate l'existence d'une dépression qui correspond à l'emplacement du cœur, et l'intestin atteint là son diamètre maximum; il va ensuite en s'amincissant, puis décrit une courbure postérieure qui le ramène en avant; un bourrelet circulaire très apparent marque sa limite postérieure et un court rectum lui fait suite. La région pré-pylorique n'est pas soumise aux ondes péristaltiques ; elle est isolée du reste de l'intestin moyen par un fin sillon.

On distingue par transparence les cellules épithéliales du mésenteron dont la bordure, élevée et continue, apparaît en clair. Une membrane péritrophique (1) rendue parfaitement visible grâce au bol alimentaire qu'elle renferme, débute au niveau du repli stomodéal qu'elle entoure, et s'insère au fond d'un sillon antérieur profond mais qui n'atteint pas la basale. *Le calibre du boyau péritrophique n'est pas constant:* il varie comme celui de l'intestin moyen, c'est-à-dire qu'il atteint lui aussi son maximum dans le renflement cardiaque pour se rétrécir ensuite progressivement jusqu'au bourrelet pylorique sur lequel il vient buter. C'est ainsi, du reste, que l'a représenté Weismann (1876-79). Le contenu intestinal est particulièrement dense à la partie postérieure, déjà considérée par Hardy et Mc Dongall (2) comme servant à la formation du bol fécal, tandis que la portion

---

(1) La quatrième couche, homogène, de la paroi digestive doit être considérée, selon Leydig (1851), au moins chez *Artemia* « für die Fortsetzung der äusseren Chitinhülle nach innen ». — Claus (1876) cite comme une formation bien connue l' « Auskleidung der ganzen Länge des Magendarms sowie der bei den Leberhörnchen ».

(2) Cités par Storch. Malheureusement, la référence manque.

antérieure serait simplement absorbante et la moyenne le siège de la digestion. *L'épaisseur de la péritrophique est également variable;* elle va en croissant, d'une manière générale, à partir de la région valvulaire, où elle est à peine perceptible et se décèle presque uniquement par la présence de fines particules alimentaires mobiles à l'intérieur du boyau et animées d'un continuel mouvement de va-et-vient. C'est une membrane anhiste, transparente, qui semble se mouler plutôt sur la masse alimentaire solide que sur les parois de l'intestin moyen. Le boyau péritrophique s'appuie fortement sur la valvule pylorique et possède là une tendance à s'effiler en pointe. Le bol alimentaire circule librement à l'intérieur de ce boyau péritrophique — sans l'entraîner — grâce aux contractions péristaltiques de la paroi intestinale, aux pulsations rapides du cœur et enfin aux mouvements très énergiques de l'antenne dont la base, située exactement sur le passage entéro-stomodéal, en rend l'observation si difficile. La défécation normale a lieu brusquement, à des intervalles éloignés, sans émission de fragments membraneux, les excréments glissant simplement avec la plus grande facilité à l'intérieur du boyau; aussi l'animal ne traîne-t-il pas derrière lui de péritrophique déféquée. La défécation provoquée (par la compression ou par l'acide acétique) s'accompagne au contraire de cylindres membraneux de 200 à 250 μ, parfois du boyau tout entier.

La région qui fait suite immédiatement au bourrelet pylorique est à peine contractile; par contre, le rectum est pourvu, au voisinage de l'anus, d'une musculature annulaire extrêmement puissante; normalement le rectum est à peu près vide. Il existe un sillon entéro-proctodéal profond, apparaissant en clair; du fond ce sillon monte une membrane anhiste et transparente, ayant l'allure d'une seconde péritrophique et décrite comme telle par Chatton (1920). Cependant, cette membrane ne fait pas saillie à l'extérieur et n'est jamais évacuée. Lorsqu'à la suite d'un excès de pression entre lame et lamelle se produit une déchirure de la valvule pylorique, en même temps que la péritrophique est évacuée en grande partie, l'insertion de la membrane postérieure se trouve rompue; celle-ci se dévagine brusquement et l'on peut alors constater qu'elle se raccorde à la cuticule tégumentaire de l'animal. L'action de l'acide acétique provoque plus

nettement encore le même phénomène. Le tube chitineux dévaginé se compose de deux régions dont la terminale garnissait auparavant la portion non musculeuse du rectum faisant suite à la valvule; cette région est peut-être absorbante, l'expérience nous ayant montré que le rectum prenait énergiquement et rapidement certains colorants (vert Janus). De plus, si la péritrophique est moulée, comme nous l'avons dit, sur le bol alimentaire, la membrane du rectum, que nous considérons comme l'intima proctodéale, est au contraire moulée sur l'épithélium. Nous avons pu reconnaître à la fois, à ce niveau, la péritrophique et l'intima dévaginée en position concentrique.

La péritrophique des Daphnies se dissout instantanément dans l'acide sulfurique, même dans sa région la plus antérieure, alors que l'intima stomodéale persiste inattaquée. Elle s'use d'une manière continue par l'intérieur tandis qu'elle se recouvre extérieurement, non pas d'un vernis sécrété à distance, mais de lambeaux membraneux qu'on voit d'abord couchés à la surface du plateau strié et qui, finalement, vont se souder au boyau trophique. En aucun cas nous n'avons vu ce boyau replié sur lui-même à l'intérieur de l'intestin.

Au point de vue histologique, la péritrophique apparaît comme une membrane multiple, faite de fragments assemblés et semée d'alvéoles; elle se colore en rose par l'éosine. C'est vraisemblablement une production de l'intestin moyen.

L'hypothèse de l'invagination de l'intima stomodéale ne nous paraît pas défendable en ce qui concerne les Cladocères: en effet, l'étude de la mue chez les Daphnies nous a montré que l'intima du stomodéum comme celle du proctodéum, conserve ses rapports avec la cuticule tégumentaire. Le cercle oral ne s'incise pas, mais l'intima se libère suivant le cercle d'insertion du sillon antérieur.

De plus, nous avons vu que lorsqu'on fait agir l'acide sulfurique concentré sur le tube digestif de la Daphnie, on constate que le boyau péritrophique est intégralement détruit tandis que l'intima stomodéale résiste sans altération. Si la région antérieure de ce boyau était constituée par une invagination de l'intima stomodéale, il y aurait là une méthode extrêmement simple et des plus sûres pour la mettre en évidence et fixer en même temps

sa limite postérieure, cette discrimination ne pouvant être faite ni sur le frais, ni d'après les sections.

Enfin, en admettant le processus d'invagination de l'intima stomodéale, chacune des membranes péritrophiques élémentaires serait produite suivant le rythme même de la mue cuticulaire de la Daphnie. Sommer avait eu l'idée d'une telle concordance entre les deux phénomènes chez les Aptérygotes, mais sans la démontrer. Or, certaines de nos coupes longitudinales de *Daphnia* (microphot. 88 et 89) intéressent en même temps les embryons

Fig. 88 et 89
Daphnia pulex. — Coupes à travers l'intestin moyen d'un embryon à l'intérieur de la poche incubatrice. — A droite, valvule œsophagienne et début de la péritrophique; à gauche, le manchon péritrophique (× 700).

encore immobiles logés dans la cavité incubatrice. Ces embryons possèdent déjà un bouton valvulaire bien constitué, et l'on peut constater que la péritrophique est en place dès ce stade. Les deux phénomènes de la genèse de la péritrophique et de la mue cuticulaire paraissent donc indépendants.

En ce qui concerne les Insectes, l'hypothèse ne saurait s'appliquer avec quelque différence de modalité ou de degré que ce soit. En effet: 1° Nous avons étudié les dépouilles exuviales des larves de *Calliphora* aux différents stades : chaque dépouille emporte l'armature buccale de la larve à laquelle fait suite l'inti-

ma. La même observation a été fréquemment répétée sur les dépouilles des larves de *Chaoborus* qui montrent régulièrement l'intima du jabot, avec ses pointes chitineuses, celles de la corbeille filtrante, de l'œsophage et de la valvule; 2° Si l'intima stomodéale, chez *Eristalis* par exemple, s'invaginait pour constituer la péritrophique, cette dernière devrait porter extérieurement et dirigés en avant, les piquants qui garnissent, dirigés en arrière, la face interne du tube œsophagien; 3° Chez la larve de *Platyura*, l'une quelconque des membranes péritrophiques élémentaires est plus épaisse que l'intima du stomodéum; 4° La superposition d'un certain nombre de membranes courtes s'effectuant en direction centrifuge, on devrait parfois observer, pincés entre deux membranes voisines, des éléments figurés, particules élémentaires ou Bactéries, ce qui n'est jamais le cas.

Il convient donc, selon nous, de rejeter en bloc toutes les hypothèses qui font de la péritrophique une intima, que ce soit celle de l'intestin antérieur ou, à plus forte raison, une intima normale du mésenteron !

La péritrophique comme production de l'intestin moyen

Restent deux manières d'expliquer l'origine de la membrane, et c'est autour de ces deux hypothèses que se sont rangés la plupart des auteurs. Dans l'une comme dans l'autre, la péritrophique est essentiellement une production de l'intestin moyen ; mais, tandis que, pour les uns, elle résulte d'une sorte de dédoublement du compartiment tout entier, pour les autres, il s'agit d'une sécrétion de sa région la plus antérieure, plus ou moins renforcée par les sécrétions du reste de l'intestin.

Avant d'entreprendre cette revue, rappelons l'hypothèse d'une « matrice de sécrétion » de Snodgrass (1910) (*Apis mellifica*).

a) *Production de tout l'intestin moyen.*

I. — *Chute de l'épithélium tout entier.* — Cette théorie d'une mue intestinale totale est soutenue par Sommer (*Macrotoma*); de même Köhler (imagos d'Hyménoptères) parle d'une mue périodique de l'épithélium du mésenteron. Une opinion analogue a été exprimée par Biedermann (larve de *Tenebrio molitor*) et

nous la rapprochons de celle de Rengel qui trouvera bientôt sa place dans cet exposé.

On sait d'autre part que Moebusz, après avoir exposé sa théorie de la régénération des épithéliums, considère que la basale de l'épithélium qui vient de disparaître persiste à l'intérieur de l'intestin moyen, suspendue en un point quelconque au stomodéum, mène à cet état une vie contemplative (beschauliches Dasein) plus ou moins longue avant d'être évacuée.

II. — *Sécrétion de l'épithélium de l'intestin moyen.* — L'hypothèse d'une sécrétion pure et simple de l'épithélium intestinal fut celle des premiers observateurs, tels que Balbiani et Plateau. Balbiani, qui d'ailleurs admettait comme possible l'existence d'un entonnoir, pense que cette sécrétion aurait lieu à la surface des cellules épithéliales proprement dites.

Ces vues se trouvent confirmées par Mc Dunnough (*Chrysopa*), par Miall et Shelford (larves de *Phalacrocera* et de *Dicranota*), puis par Petersen (*Apis mellifica*) pour qui les membranes, d'abord à l'état muqueux, s'épaississent ensuite progressivement.

Miall et Hammond qui, en 1897, parlaient d'un entonnoir chez la larve du Chironome, admettent en 1900 que la membrane dérive vraisemblablement de l'épithélium « either by secretion or conversion ».

III. — *Mue à l'intérieur de l'intestin moyen.* — L'idée d'une mue périodique à partir de l'épithélium est commune à un grand nombre d'auteurs et s'applique à des Insectes appartenant à des Ordres très divers.

Certains, comme Martynoff (Trichoptères), font de la péritrophique une mue périodique par dégénérescence et non chitineuse.

Mais la plupart des auteurs pensent avoir affaire à une véritable mue *à l'état de cuticule*. Ainsi Strindberg (larves d'Hyménoptères) admet même que cette cuticule est d'origine mixte, ectodermique dans sa région antérieure — qui correspond à la partie tubiforme d'Adlerz — endodermique au contraire dans sa partie distale.

La théorie de la mue cuticulaire est appuyée par Pavlowsky et Zarin (larves d'Hyménoptères).

Il est impossible de savoir à quelle membrane VERSON fait allusion chez le Ver à soie; mais il parle nettement en 1897 d'une mue cuticulaire renforcée par les sécrétions des cellules qui y laissent leur empreinte. Son opinion se trouve confirmée par de nouvelles observations faites en 1905 sur les larves au sortir d'une mue et à l'éclosion; il existe, en effet, à ce stade, une péritrophique accolée à la paroi intestinale.

De même, STUHLMANN (1907) ne donne aucune précision sur le mode de délamination des membranes intestinales chez les Glossines.

C'est encore vers une mue cuticulaire que penchent LÉGER et DUBOSCQ (*Blaps,* larve de *Timarcha,* 1902), BUGNION (1904), ANGLAS (1900), VIGNON (Ver à soie, 1901).

IV. — *Relations avec le plateau strié.* — Enfin, quelques auteurs ont nettement rattaché l'existence de la péritrophique à la vie de la bordure en brosse. On a pu dire de RUSS (*Anabolia,* 1908) qu'il admettait le décollement de la membrane à l'état de plateau. Rien n'est moins vrai : RUSS dit simplement en être arrivé à présumer qu'il existe un certain rapport entre le « Stäbchensaum » et la péritrophique. C'est SCHIEMENZ (1883) qui tombe dans cette erreur lorsqu'il écrit que la membrane est faite des plateaux cuticulaires. VOINOV (larves d'Odonates, 1898) n'hésite pas à préciser que, sur toute la surface du mésenteron, le plateau n'est pas détruit, mais bien *enlevé* pour constituer la péritrophique. Pour LOELE également (1914) cette dernière n'est que la bordure desquamée de l'intestin moyen tout entier et, récemment, TAHIR-ERTOGROUL la prend, chez le Ver à soie, pour « un organe cellulaire détaché, devenu indépendant ».

Par contre, TRAPPMANN (1923) était plus avisé en cherchant simplement quels pouvaient être les rapports, soupçonnés par RUSS, entre la membrane et le « rhabdorium » dont il la considère comme la *limitante externe,* sujette à muer; TCHANG (larves de *Galleria*) a appuyé cette manière de voir, avec cette nuance qu'il nomme *membrane apicale* la limitante externe de TRAPPMANN, l'ancienne membrane péritrophique de VAN GEHUCHTEN qui, chez la larve de *Galleria,* serait de nature cuticulaire, parfois chitinisée.

b) *Production de la région antérieure différenciée de l'intestin moyen.*

Les premières cellules intestinales semblent bien posséder, au point de vue physiologique, des aptitudes particulières. Lozinski (1921) les considère comme uniquement sécrétrices et parle nettement d'une division du travail. Suivant Shinoda également (1927), les Diptères ont un intestin moyen dont les cellules se répètent d'une façon régulière et monotone; la partie antérieure toutefois, semble *principalement sécrétrice.*

A notre connaissance, le premier auteur qui ait cherché une relation entre cette spécialisation et l'origine de la péritrophique est Van Gehuchten, dans son mémoire sur la larve de *Ptychoptera* (1890). Quelques années plus tard, l'hypothèse est confirmée par Cuénot (Orthoptères, 1895) qui montre nettement la membrane sécrétée « au moins en partie au début de l'intestin moyen à la manière d'une épicuticule de Lamellibranche ».

Tel est encore l'avis de Berlese (*Calliphora*) et de Vignon qui en fait la base de sa théorie des *sécrétions à distance* dont la péritrophique est le type.

Vaney (Diptères, 1902) ne peut qu'appuyer cette manière de voir, toutes réserves faites en ce qui concerne le laminage. De même, Prowazek (Diptères, 1904, cité par Müller) fait dériver la membrane de cellules spéciales du clapet œsophagien ou de la portion antérieure du mésenteron, et Bordas (larve de *Io,* 1905) la considère comme « la sécrétion d'une bande de cellules génératrices marquant l'origine de l'intestin moyen, cellules modifiées et adaptées à des fonctions toutes spéciales ».

Pour Imms (larve d'*Anopheles,* 1907-08) la péritrophique est sécrétée par le repli périvalvulaire ; Perez (1911) adopte la même opinion et parle d'un renforcement dû aux sécrétions du reste de l'intestin. Nous rappellerons encore l'hypothèse de Roubaud qui fait dériver la membrane des cellules à levûre du cul-de-sac proventriculaire.

Il semble bien, dans ces conditions, que l'hypothèse d'une sécrétion antérieure se soit stabilisée en prenant la valeur d'une véritable théorie. Nous retrouverons la thèse de Cuénot dans les travaux d'Haseman (1910), de Chatton (*Drosophila,* 1920), de Nelson (Hyménoptères, 1924), de Wehrmeister (larves de

Cécidomyides, 1924), et nous arriverons par cette voie aux recherches récentes de WIGGLESWORTH (*Glossina,* 1929). Ce dernier attribue la production de la membrane aux cellules mésodéales du proventricule, mais par une série de poussées successives. Plus près de nous, HOARE accepte l'opinion de WIGGLESWORTH, mais il n'admet pas les poussées dans l'intervalle desquelles la membrane ferait défaut au moins dans les régions moyenne et postérieure du mésenteron. Pour lui, l'étui péritrophique est continu; il se déplace en direction du rectum et s'évacue par défécation.

MONTALENTI (Isoptères, 1930) considère de même le tube trophique comme un produit sécrété continuellement par des cellules épithéliales de nature particulière qui forment un anneau autour de la valvule œsophagienne. C'est également l'avis de HOSSELET (larve de *Culex,* 1931) qui a introduit dans l'étude du proventricule les méthodes mitochondriales.

A la suite de cette longue nomenclature, une remarque s'impose: l'hypothèse d'une délamination intéressant l'intestin moyen tout entier est la plus ancienne; elle s'applique à des Insectes appartenant aux Ordres les plus variés mais parmi lesquels, toutefois, les Diptères ne figurent qu'à titre tout à fait exceptionnel; au contraire, dans l'hypothèse, plus récente, d'une sécrétion localisée dans la région antérieure, les sujets étudiés sont presque tous des Diptères, à l'exception de quelques Hyménoptères, de certains Lépidoptères et des Dermaptères à proventricule. L'existence d'une péritrophique n'est pas, comme l'affirmait le sceptique MOEBUSZ, le seul point sur lequel les auteurs se trouvent d'accord, et nous entrevoyons la possibilité de classer au moins grossièrement des opinions si différentes en apparence. Il est remarquable, en effet, que la grande majorité des Insectes à péritrophique antérieure possèdent en même temps une différenciation proventriculaire. C'est également d'un proventricule que proviennent toutes les formations décrites sous le nom d'entonnoir ou rattachées à cette conception. L'exposé synthétique de nos propres résultats va nous montrer que cette simple indication fournie par les méthodes historique et statistique se trouve largement confirmée par l'étude anatomique et histologique et qu'elle justifie en même temps l'importance particulière que nous nous croyons en droit d'attribuer au proventricule.

Opinion personnelle concernant l'origine des membranes péritrophiques

Nous savons à présent qu'il existe en définitive deux grands courants d'opinion concernant l'origine des péritrophiques; celles-ci représentent ou bien une production de l'ensemble du mésenteron (mue ou sécrétion), ou bien une sécrétion de sa région antérieure. Certains auteurs ont envisagé le premier mode comme venant se superposer au second. Nous avons eu nous-même sous les yeux ces deux modes de production, parfois combinés autant qu'on en peut juger d'après les coupes histologiques. Nous devons examiner si les deux hypothèses en présence sont vraiment inconciliables.

Nous reviendrons, avant de commencer, sur cette double constatation, que :

1° En aucun cas nous n'avons constaté de rapports d'origine entre la péritrophique et le repli œsophagien;

2° L'existence d'une péritrophique, simple ou composée, est, au contraire, liée à l'existence d'une bordure striée. (1).

La bordure striée

La bordure striée apparaît comme un plateau qui, aux plus forts grossissements, donne l'impression d'être constitué par un revêtement serré de bâtonnets très fins (stéréocils) disposés perpendiculairement à la surface libre de la cellule. Nous pensons que la hauteur de cette différenciation pariétale est spécifique et peut ainsi contribuer à caractériser un épithélium. Les bâtonnets ne sont pas susceptibles d'allongement comme le pensait Heidenhain, ni même d'étirement (Trappmann). Sous l'action d'une traction énergique, ils se rompent, soit vers leur extrémité, soit à leur base (Tchang, 1929). La brosse est immobile et comme figée du fait que les stéréocils ne sont pas libres. La plupart du temps apparaît, couchée sur leur extrémité distale, une membrane

(1) Semichon (1906) doit être le seul à prétendre que les cellules-mères de la péritrophique soient dépourvues de bordure distincte. Nous admettons que cette bordure n'est pas toujours très nette; mais on parvient dans tous les cas à en trouver la trace.

continue, tandis que de fines gouttelettes se frayent un chemin à travers les bâtonnets pour se faire jour au dehors. Nous n'insistons pas sur ces aspects fréquemment décrits. Toutefois, la membrane tangente à la bordure n'est pas toujours présente puisqu'elle peut être soulevée par la sortie des gouttes de sécrétion; quand elle fait défaut, la bordure ressemble à une frange striée. Mais il existe toujours une limitante interne, basilaire, qui jalonne la limite du protoplasme cellulaire.

En opposition avec cette frange externe, on observe très souvent une frange interne symétrique à la première par rapport au bord cellulaire. Dès 1885, SOMMER en avait fait état: « In vielen Fällen ist bei starker Vergrösserung unter diesem Härchensaum in den Zellen noch eine feine Längsstrichelung wahrzunehmen, die vielleicht irgend einen Zusammenhang mit den Härchen hat ». Cette striation interne a fait par la suite l'objet de nombreuses descriptions. MARTYNOFF considère la cellule épithéliale comme recouverte d'une couche rayée reconnaissable aussi bien au-dessus de la membrane cellulaire qu'au-dessous, cette dernière représentant une zone de plasma spécialement différencié. La ligne fine qui marque la limite de ces deux zones superposées se résoudrait, pour RUSS, en un alignement de petits granules sombres. La couche interne n'est autre que la « zone ectoplasmique » de VIGNON et c'est sous cette appellation que nous l'avons citée à propos de *Phasgonura*. Nous savons que CARNOY et ses élèves la considèrent comme une portion du réticulum destinée à renforcer la paroi. Comme d'autre part la bordure elle-même représente « un organe protecteur très efficace », il s'ensuit que l'appareil pariétal (plateau strié + zone ectoplasmique) constituerait une double protection pour l'épithélium. Si l'on admet, avec la plupart des auteurs, que la péritrophique est également destinée à préserver les cellules du contact direct des aliments, on peut mesurer quelle pourrait être, *dans certains cas*, l'accumulation des moyens de défense de la cellule intestinale. Chose curieuse, VIGNON a pu avancer comme une « suggestion qui n'est sans doute pas absolument négligeable » que c'est peut-être grâce à la protection de la péritrophique que, chez les Insectes, les « poils cytoplasmiques (!) peuvent se développer à l'aise, sans éprouver de lésions mécaniques ». Il y a là comme un cercle vicieux.

Nous avons observé nous-même cette zone striée inférieure dans un grand nombre de cas. Il est difficile de la confondre avec le plateau strié tel que nous l'avons décrit, d'abord en raison de sa situation *intra-cellulaire,* ensuite parce qu'elle apparaît trop nettement comme une modification locale dans la morphologie du cytoplasme et qu'elle est dépourvue de basale. La striation de cette zone, perpendiculaire à la surface libre de la cellule, nous semble correspondre simplement à une orientation de granules protoplasmiques, liée elle-même à une activité sécrétoire intense. Nous avons rapporté en temps et lieu de nombreux exemples montrant la fréquence des relations entre cette disposition morphologique et la fonction de sécrétion. En ce qui nous concerne, nous avons pu faire la distinction entre le plateau strié et la zone striée inférieure et nous n'avons pas pris l'ensemble de ces formations pour la superposition de deux brosses.

Mais, précisément parce que nous avons défini la limite du cytoplasme, nous sommes en droit d'affirmer que, dans un certain nombre de cas, nous nous sommes trouvé en présence de plusieurs brosses superposées ; il n'est pas certain que Van Gehuchten ait réellement reporté le niveau de la paroi à la partie inférieure d'une zone ectoplasmique et, de ce fait, ait signalé à tort des bordures à deux et même trois étages, ainsi que le lui reproche Vignon. Il est évident qu'une fausse interprétation de la zone intra-cellulaire conduit à concevoir une brosse double; mais si l'on parvient à distinguer, dans les conditions normales, une triple bordure, faut-il admettre un dédoublement de la brosse proprement dite ou bien un dédoublement de la zone interne ? Nous avons signalé et représenté sans retouche une bordure à deux étages chez *Phasgonura,* à trois étages chez un Trichoptère. Dans le premier cas, une zone striée soulignait la brosse inférieure. Ces aspects sont à la vérité peu fréquents, mais nous avons tenu, avant d'exposer nos idées personnelles sur l'origine des péritrophiques, à établir formellement qu'ils peuvent être saisis.

En possession de ces données, nous nous efforcerons de décrire le processus par lequel la membrane peut naître de l'épithélium et, pour cela, nous grouperons nos résultats autour de quelques types convenablement choisis.

I. — Cas de Phasgonura viridissima. (Voir page 64).

La membrane péritrophique, couchée à la surface de la bordure, donne à première vue, l'impression d'une apicale ou limitante externe. Or, nous ne croyons pas que cette membrane puisse prendre naissance à l'extrémité des stéréocils. Au contraire, la présence d'alignements membraniformes dûs à la contiguité de corpuscules basaux est l'une des constantes de tout appareil pariétal cilié (1). Lors de la superposition des bordures, cette membrane nous apparaît, en effet, comme une limitante interne par rapport à la bordure supérieure dont la pseudo-apicale, déjà libérée, flotte comme péritrophique à quelque distance dans la lumière intestinale. Comme d'autre part ladite membrane se libère sans arracher les stéréocils de la brosse sur laquelle elle s'appuyait, mais enlève au contraire les cils qu'elle supportait, nous en avons conclu que la péritrophique élémentaire, dans le cas de *Phasgonura* résulte d'une *délamination de la limitante interne de la bordure en brosse.* Généralement les stéréocils de la bordure supérieure sont déjà flétris lorsque la basale, suffisamment mûre si l'on peut dire, se sépare de l'épithélium. Nous avons déjà décrit les phases de la délamination. Nous admettons que la basale primordiale de la bordure subit un dédoublement ; la plus interne des membranes ainsi formées va régénérer une nouvelle brosse qui tendra à repousser l'ancienne dans la lumière intestinale; ainsi grandira entre les deux membranes une jeune bordure dont la croissance est limitée à la hauteur spécifique. Tous les stades de cette croissance sont visibles dans nos préparations (fig. 17 et 18). Pendant ce temps, les stéréocils de la première bordure se résolvent en fines granulations et disparaissent, à moins que la bordure n'ait été au préalable littéralement désagrégée par la violence des sécrétions. Le plateau strié apparaît à ce moment comme encadré par deux membranes dont l'apicale constituera la péritrophique dès que les sécrétions qui s'infiltrent entre les cils réussiront à la soulever. On peut dire que la superposition des bordures représente une phase instable du processus. Certes, nous nous garderons d'affirmer comme Pantel

(1) Cette basale a été définie par Berlese (1909).

(1898) que la zone ectoplasmique n'est qu'une bordure en voie de préparation; cependant, Poisson ne décrit-il pas, chez les Cryptocérates aquatiques, une zone de racines ciliaires implantées dans le corps cellulaire et qui atteignent, dans le cas le plus fréquent, la longueur de la brosse elle-même ? Chez *Phasgonura,* il est remarquable que la hauteur de la zone intra-cellulaire soit sensiblement celle du plateau strié spécifique.

Le processus que nous venons d'indiquer n'est pas incompatible avec l'hypothèse d'une dualité fonctionnelle de la cellule intestinale : sécrétion et absorption. Si cette dualité venait à être démontrée, la naissance de la péritrophique serait la conséquence du processus de sécrétion ; dans l'intervalle de deux poussées sécrétoires aurait lieu la phase d'absorption ; après quoi seulement se produirait la régénération du plateau strié par dédoublement de la membrane basilaire.

Dans le cas de *Phasgonura,* nous assistons donc aux *délaminations successives des limitantes internes de la bordure, coïncidant avec les phases de sécrétion, et à la production de nombreuses membranes qui, par leur superposition, aboutissent à la constitution d'une enveloppe péritrophique multiple.*

II. — Cas d'Apis mellifica, larve. (Voir page 131).

On sait que la valvule œsophagienne de la larve d'*Apis mellifica* est très réduite tandis qu'un massif sécréteur important vient se substituer à elle topographiquement.

Nous avons retrouvé dans les cellules de ce massif des brosses doubles extrêmement courtes, surmontées par de véritables coulées striées parallèlement au bord libre de la cellule, comme si elles résultaient d'une succession très rapide de délaminations avec exagération du processus de sécrétion. Il semble bien que les cellules de ce massif antérieur aient perdu leur pouvoir absorbant et que les poussées de sécrétion se succèdent par contre sans interruption sur un rythme précipité en même temps que la bordure perd sa hauteur spécifique. Les nappes qui émanent de ces coulées spécialisées s'accolent plus ou moins les unes aux autres, s'amincissent par étirement en même temps qu'elles

se solidifient. Il existe des formes de passage entre les cellules banales du mésenteron et les cellules antérieures, mais, pas plus que dans le cas de *Phasgonura,* il n'y a de proventricule.

Chez la larve d'*Apis,* l'*enveloppe péritrophique est donc produite par la sécrétion de cellules antérieures spécialisées de l'intestin moyen; l'accélération du rythme des poussées est accusée par la présence d'un très grand nombre de stries de délamination; ce processus aboutit à la constitution d'une péritrophique multiple et très épaisse, nettement renforcée par l'apport de membranes issues de l'épithélium du mésenteron.* Il convient de distinguer cette *péritrophique externe,* issue directement de l'épithélium du mésenteron, de la *péritrophique interne composée,* dont la substance semble provenir exclusivement de la sécrétion même des cellules antérieures, laquelle se solidifie grossièrement en l'absence de tout substratum valvulaire. C'est pour cette raison que, dans les deux cas que nous venons d'examiner, le boyau péritrophique est un sac complexe dépourvu de forme propre et qui épouse celle de l'intestin moyen. Chez la larve de l'Abeille, il est déjà possible de considérer la région antérieure du mésenteron comme un foyer de sécrétion particulièrement actif, toutefois sans ébauche de proventricule.

III. — Cas de Forficula auricularia et de Pieris Brassicae. (Voir pages 73 et 98).

L'intestin de *Forficula* présente un renflement antérieur sphérique qui a l'apparence d'un proventricule; de même, chez le Papillon du Chou, nous avons décrit une poche proventriculaire d'où s'échappe une péritrophique. Dans l'un et l'autre cas, non seulement l'œsophage s'emboutit sur lui-même en pénétrant dans l'intestin moyen, mais il entraîne dans son mouvement la paroi intestinale qui se trouve déprimée fortement et vient occuper, en conséquence, toute la région basilaire du repli stomodéal. Ce massif interne nous a montré, au moins chez *Forficula,* une frange claire qui résulte de la superposition d'un certain nombre de bordures extrêmement courtes, émises vraisemblablement sur un rythme précipité.

Nous avons admis une étroite collaboration entre les bordures du massif interne et celle de la paroi proventriculaire qui lui fait

face, collaboration qui aboutit à la constitution d'un tube multimembraneux dont les éléments, d'abord libres dans l'espace périvalvulaire, se soudent plus ou moins entre eux à la sortie du proventricule. Une constriction apparente délimite en effet cet organe et l'isole du reste de l'intestin moyen.

IV. — Cas général des Diptères.

Chez les Diptères, il est presque toujours question d'un *proventricule* d'où s'échappe la membrane péritrophique. Il s'agit généralement d'un organe répondant à la définition que nous avons donnée au début de cette étude, c'est-à-dire d'une différenciation de la région antérieure du mésenteron dont l'axe est un repli stomodéal plus ou moins musculeux, mais dépourvu de toute formation chitineuse massive, et qui se trouve isolée du reste de l'intestin par un étranglement.

Les fonctions du proventricule ont été appréciées de façon très différente par les auteurs; certains en font un simple organe d'arrêt, une valvule (Kowalewsky, Pantel, Vaney, Miall et Hammond). Lowne le considère comme un organe de trituration bien qu'il ne renferme aucune pièce cornée, ainsi que le fait remarquer Vaney (1902). La présence de cellules particulières du feuillet réfléchi (cellules claires) a conduit Wandolleck (1899) à faire du proventricule un organe excréteur.

Or, Vaney pensait que « s'il y avait à indiquer dans cet organe une portion sécrétrice, c'est dans la paroi de la chambre cardiaque qu'il faudrait la chercher »; mais il n'a pas cru pouvoir développer cette idée. Nous avons essayé de montrer que la paroi proventriculaire est bien sécrétrice et que, dans tous les cas, c'est sa sécrétion qui constitue la membrane péritrophique.

Le Proventricule

I) *Repli stomodéal* (valvule cardiaque = valvule œsophagienne = appendice vermiculaire de Bordas (1894), Rüssel de Schneider).

Nous avons refusé au repli stomodéal toute intervention dans la sécrétion de la membrane péritrophique qui n'en peut être, selon nous, que le *prolongement apparent*. Aussi bien, les cellules

du feuillet externe, qu'elles soient identiques à celles de l'œsophage ou que ce soient au contraire des cellules claires, sont toujours recouvertes par l'intima stomodéale réfléchie, parfois très mince, parfois renforcée de bagues circulaires lisses, souvent garnie, à la pointe du repli, d'ornements chitineux variés (flabelles de la larve de *Simulium*, apophyses des *Chaoborus*).

On peut admettre que le repli stomodéal fonctionne comme une *valvule* vis-à-vis des matières ingérées en s'opposant à leur retour dans l'œsophage, mais sans aller toutefois aussi loin que Kowalewsky qui lui attribue chez la Mouche, comme on l'a vu, un pouvoir sélecteur entre les liquides et les solides.

Il est également certain que la présence, à l'intérieur du feuillet direct, d'une assise musculaire parfois puissante, évoque l'idée d'un sphincter. Cette conception (Wigglesworth) a au moins l'avantage de reléguer au second plan la notion de valvule à caractère de stricte passivité.

Nous avons dit ce que nous pensons du rôle des sinus sanguins insinués entre les deux feuillets du repli, sinus dont la présence sert de criterium à Vaney pour classer les proventricules et constitue un caractère important dans l'essai que nous avons tenté nous-même dans ce sens. Nous croyons (Aubertot, 1933 c) que le sinus, par sa faculté de turgescence, agit comme antagoniste des muscles du repli, et effectue ainsi le premier temps (extension) dans les mouvements de la trompe. D'où cette nouvelle fonction du repli stomodéal, qui serait d'assurer le passage des particules alimentaires dans l'intestin moyen et de les y tasser, avec cette réserve que la compression ainsi déterminée reste dans tous les cas insuffisante à assurer la progression de la colonne alimentaire à l'intérieur du boyau péritrophique.

Mais nous croyons que le repli stomodéal assume un rôle plus important encore qui est fonction de sa consistance et de sa situation dans l'axe du proventricule, celui de condenser à sa surface les sécrétions de la paroi, comme nous allons le voir.

II) *La paroi proventriculaire.* — C'est la région antérieure de l'épithélium intestinal, mais dont les cellules cylindriques, disposées sur une rangée, se distinguent par leur protoplasme grossièrement granuleux, dense et fortement hématéiphile; leur noyau

volumineux, à peu près médian, possède ordinairement un nucléole central et une couronne périphérique de granulations sidérophiles. Il existe toujours une bordure en brosse sur laquelle se trouve étalée une péritrophique élémentaire.

Les cellules de cette région sont très certainement adaptées à la sécrétion et semblent avoir perdu en même temps leur fonction d'absorption. Hosselet (1931) qui les a étudiées chez les larves de *Culex* par les méthodes mitochondriales, arrive aux mêmes conclusions et suppose que les « petites vacuoles claires, toutes en contact avec un chondrioconte qui les borde partiellement » renferment vraisemblablement la substance qui constituera la membrane péritrophique. De son côté, Max Müller (1922) voyait sous la surface libre de ces mêmes cellules, chez les Rhyphides, une rangée de petites gouttes de sécrétion incolores serrées les unes contre les autres et formant un véritable revêtement capable de se soulever et de flotter librement entre la paroi intestinale et la trompe. C'est d'une manière analogue que Perez (1910) expliquait la formation de la cuticule de chitine.

Nous pensons que la bordure striée des cellules proventriculaires ne fonctionne pas autrement que celle des cellules intestinales. Seulement, comme nous l'avons dit, ces cellules ne font plus que sécréter et le rythme des poussées tend à s'accélérer. De plus, il semble bien que leur sécrétion soit d'une autre nature que celles de l'épithélium banal du mésenteron. Verson (1905) en était arrivé à admettre que la sécrétion intestinale se compose d'une partie destinée au processus de la digestion et d'une autre qui s'ajoute à la substance de la péritrophique. Il paraît difficile de vérifier cette hypothèse; mais il reste vraisemblable que la cellule proventriculaire a perdu son pouvoir zymogène et qu'elle consacre toute son activité à l'édification d'une membrane. De plus, à mesure que se complique l'architecture du proventricule en tant qu'organe distinct, la sécrétion des parois tend à se localiser dans la partie la plus antérieure de l'organe et à devenir de plus en plus visqueuse.

Dans le cas le plus élémentaire (larve de *Platyura*), la membrane issue de la brosse proventriculaire se délamine purement et simplement, et cette délamination ne fait que prolonger le décollement qui affecte l'intestin tout entier. Dans ce cas, aucune

véritable constriction ne délimite en arrière le proventricule; la trompe reste molle et recueille les tubes péritrophiques élémentaires au fur et à mesure de leur formation, mais uniquement pour les retenir dans leur région intérieure et assurer de ce fait l'étanchéité du tube péritrophique.

Lorsqu'il existe une trompe rigide, le proventricule est en même temps clos, la cavité proventriculaire réduite la plupart du temps à une étroite fente circulaire. Les membranes viennent, aussitôt formées, adhérer à la paroi externe du repli stomodéal ou, si leur consistance est plus visqueuse, elles s'étalent à la surface de cette paroi qui sert à la fois à mouler et à calibrer le tube péritrophique. Lorsqu'on dissèque un proventricule, la membrane reste accolée au repli stomodéal. L'action des fixateurs a justement pour effet à la fois de détruire cette adhérence et de renforcer, par coagulation, les relations de la membrane avec la bordure, en d'autres termes d'effacer les rapports acquis au profit des rapports d'origine.

Le repli stomodéal du proventricule vrai reste toujours rigide sur le vivant, soit en raison de la présence d'un revêtement de cellules claires ou d'un anneau chitineux indéformable, soit par suite de la turgescence du sinus valvulaire; on conçoit que le calibre du tube péritrophique, qui est fonction de celui du repli, demeure plus constant dans le premier cas que dans le second.

Déjà dans le proventricule de la larve d'*Ecculex,* plus encore dans celui de *Chironomus,* nous assistons à la différenciation d'un massif sécréteur particulier, situé en bordure du sillon antérieur. Cette disposition est encore plus nette chez les Drosophiles où la sécrétion, complètement visqueuse, s'effectue à partir d'un foyer circulaire situé à la base du repli stomodéal et accusant la persistance d'un plateau strié, tandis que la paroi proventriculaire peut être considérée comme un foyer secondaire destiné à produire une membrane externe superposée à la première. Les deux foyers deviennent à peu près équivalents dans le proventricule trochiforme des Muscides. Il est intéressant de constater, dans ce cas, que chacun d'eux débite sa sécrétion sur la surface lisse qui lui est opposée et qui appartient encore en partie au repli stomodéal. D'une manière générale, à chaque territoire sécréteur de la paroi proventriculaire correspond exactement une

plage stomodéale sur laquelle la péritrophique peut s'organiser. Chez les Muscides, il existe donc normalement deux péritrophiques.

La sécrétion de la membrane — qu'on peut appeler proventriculaire — est continue; la plupart des auteurs avaient déjà pensé que la péritrophique, éliminée par l'anus sans discontinuer devait en même temps se régénérer par la partie antérieure. Nous en avons apporté la preuve en développant les conséquences que comportaient nos observations sur la larve d'*Eristalis tenax*.

On a vu que Voinov déclare ne pouvoir admettre la sécrétion à partir d'un anneau antérieur, car alors « la membrane grossirait successivement comme il arrive avec tous les produits de sécrétion membraneuse et ne se développerait pas en longueur perpendiculairement à la surface épithéliale qui lui donne naissance ». C'est pour tourner cette difficulté que Van Gehuchten aurait imaginé une émission visqueuse. Il nous semble cependant difficile, dans certains cas, de rendre compte autrement de la naissance du tube péritrophique. La présence de *surfaces d'adhérence* permet d'envisager la condensation d'une sécrétion visqueuse à l'intérieur du proventricule jusqu'à ce que ce dernier la laisse échapper moulée et calibrée.

Voinov se trouve d'ailleurs assez embarrassé lui-même lorsqu'il s'agit d'expliquer pour quelles raisons le tube péritrophique se délamine sur toute la longueur de l'intestin à l'exception d'une zone antérieure relativement restreinte.

En somme, l'existence, chez les Diptères, d'une péritrophique d'aspect chitineux particulier, transparente, rarement feuilletée, insoluble dans les acides forts (*péritrophique de sécrétion*) est corrélative de la présence d'une portion différenciée du tube digestif dont la fonction est non seulement de *sécréter la substance de la membrane,* mais encore de *mouler et de calibrer* cette dernière. Au maximum de différenciation, la sécrétion est le fait de la paroi proventriculaire ; la construction du tube interne incombe au repli stomodéal. Quant à la constriction postérieure qui peut posséder une bague externe (constante chez le Chironome) elle joue le rôle d'une valvule vis-à-vis de la chambre proventriculaire.

Il devient dès lors possible de comprendre comment de deux Insectes se nourrissant exclusivement d'aliments liquides, l'un peut posséder un tube péritrophique et l'autre en être totalement dépourvu. Chez un Hémiptère, par exemple, où l'on n'observe qu'un processus de délamination très réduit et qui ne possède pas d'organe proventriculaire, on ne peut concevoir la formation d'un tube membraneux complexe autour des liquides aspirés qui se répandent dans l'intestin moyen tout entier. Chez les Muscides, au contraire, le liquide alimentaire s'engage, à sa sortie du proventricule, dans un double tube membraneux prêt à le recevoir et qui même se trouve normalement constitué à l'éclosion. La contradiction n'était donc qu'apparente.

Chez les Insectes à alimentation liquide, la présence d'un tube péritrophique semble donc liée à l'existence d'une formation proventriculaire, tout au moins d'un substratum solide dont le calibre est de toute façon déterminé dès la région de passage stomo-mésodéale.

Essai de classement des proventricules

a, adulte ; *l*, larve

I. *Valvule d'origine mixte* (*stomo-mésodéale*). Tube péritrophique composé, renforcé par les sécrétions de l'intestin moyen.

Pieris a. (fig. 91)
Forficula a. (fig. 90)

II. *Un repli stomodéal* (Diptères exclusivement)

1° La paroi proventriculaire ne comprend qu'une seule plage de sécrétion qui tend à se localiser dans la région antérieure de l'organe.

A. Musculature relativement développée ; sinus sanguin circulaire ; existence possible d'une ou de deux bagues chitineuses.

α. Pas d'armature chitineuse. Trompe molle.

Proventricule ouvert ..... *Tipula* l.
passant à *Platyura* l.
Proventricule clos ..... *Phalacrocera* l. (fig. 92)

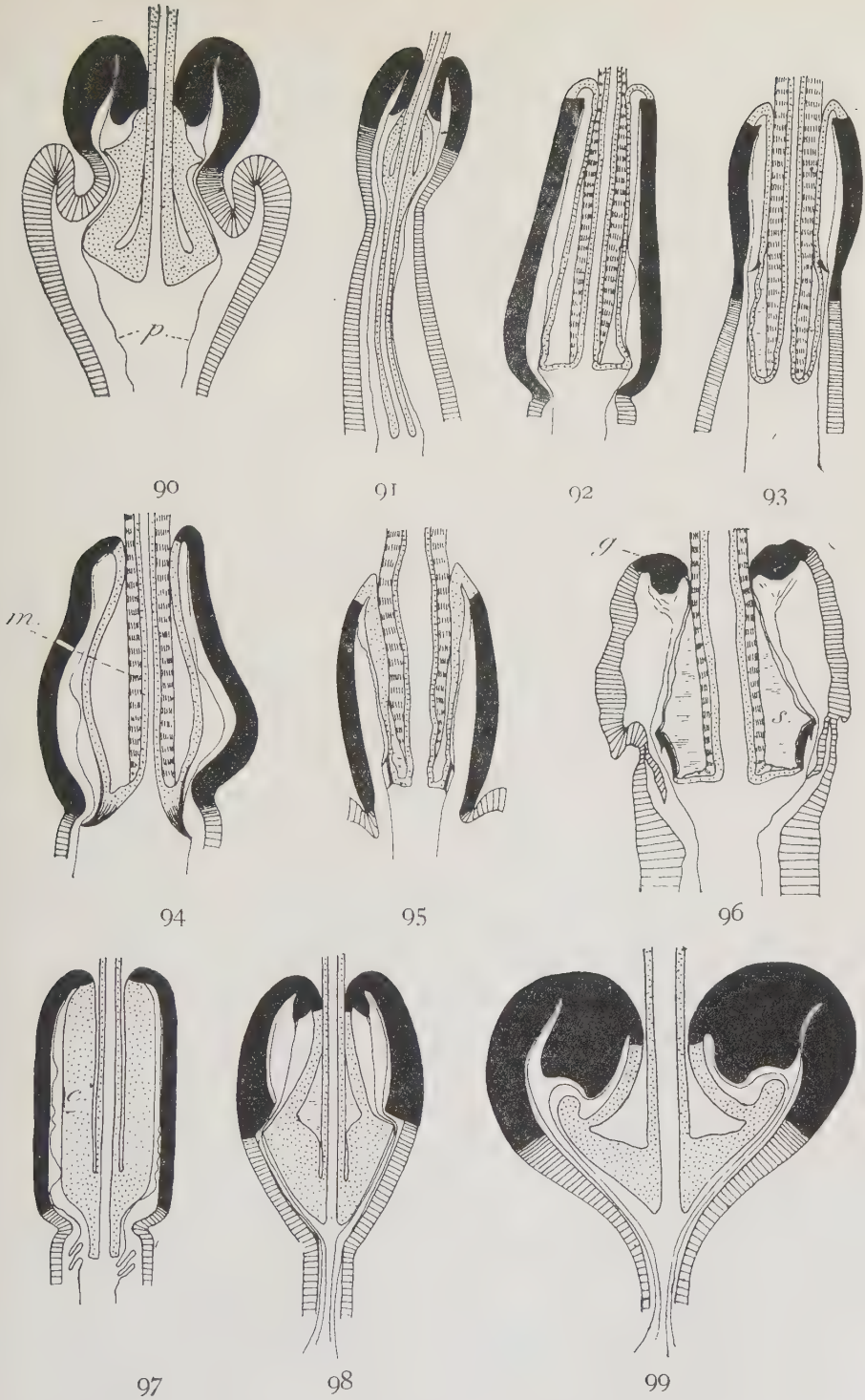

FIG. 90 à 99

Différents types de formations proventriculaires. — 90, *Forficula;* 91, *Pieris brassicae,* imago; 92, *Phalacrocera,* larve, *Platyura,* larve; 93, *Ceratopogoninae,* larves, *Chaoborus,* larve; 94, *Dixa,* larve; 95, *Ecculex,* larve; 96, *Chironomus,* larve; 97, *Eristalis,* larve; 98, *Drosophila,* imago; 99, *Musca,* imago. — *m,* assises musculaires; *s,* sinus sanguins; C, cellules claires; *p,* membrane péritrophique; *ep,* épithélium générateur de la péritrophique.

β. Une bague interne simple
Bord mousse ..... *Orphnephila* l.
Bord tranchant ..... *Dixa* l. (fig. 94)
Chaoborus l. (fig. 93)
Ceratopogoninae
Liponeura l.
Bord garni de flabelles ..... *Simulium* l.
Bague interne à deux onglets ... *Ecculex* l. (fig. 95)

γ. Une bague interne et une bague externe. Massif antérieur de cellules-mères ; péritrophique unique, épaisse ..... *Chironomus* l. (fig. 96)

B. Musculature relativement faible ; sinus pas ou peu développé ; armature interne rigide faite de cellules claires..... *Eristalis* l.
Microdon l.
Drosophila l.
Calliphora l.
Eristalis a. (fig. 97)

2° La paroi proventriculaire est découpée en deux massifs sécréteurs distincts. Deux péritrophiques normales.

A. Type piriforme. Massif antérieur < massif postérieur. Un sinus sanguin. Epaississement de la région distale du feuillet réfléchi. Œsophage embouti de près.... *Drosophila* a. (fig. 98)

B. Type trochiforme ; pas de sinus sanguin ; valvule en forme de coupe.
Œsophage libre.
Massif antérieur > massif postérieur ..... *Scatophaga* a.
Sarcophaga a.
Calliphora a.

Massif antérieur et massif postérieur sensiblement équivalents ... *Stomoxys* a.
Musca a. (fig. 99)

Progression du tube péritrophique

Nous avons montré (Aubertot, 1933 b) que le sac pétritrophique de la larve d'*Aeschna,* composé de plusieurs *membranes élémentaires de délamination* est évacué brusquement de temps à autre par l'anus. Dans aucun cas nous ne pensons que la membrane puisse être chassée à la manière d'un sac aveugle sous la poussée des aliments, comme le suggère Schaudinn pour les Culicides et Abonyi pour l'Abeille. Dans le cas d'un sac péritrophique composé, comme celui d'*Aeschna,* le fond du sac n'est pas arrondi, mais se termine par une sorte de tortillon qui s'ajuste dans l'infundibulum pylorique.

Le phénomène n'est pas toujours aussi net; le plus souvent la membrane de délamination est évacuée par fragments.

Dans le cas d'une *péritrophique de sécrétion,* ou proventriculaire, dont la larve d'*Eristalis* reste un de nos types les mieux étudiés, comment se règle l'écoulement du tube interne ? Nous avons dû rejeter la théorie du laminage de Vignon qui ne nous semble même pas exacte dans le cas isolé du Chironome sur lequel elle est fondée. L'hypothèse de la presse imaginée par Wigglesworth peut à la rigueur être admise pour certains types de proventricule, mais ne saurait être généralisée même parmi les Diptères. Une péritrophique dite de sécrétion peut s'organiser grossièrement en l'absence de laminoir ou de filière, par un simple phénomène d'écoulement de liquide visqueux (larve d'*Apis mellifica*); lorsqu'il est question des membranes fines et régulières qui émanent d'un appareil proventriculaire évolué, nous pensons que le repli stomodéal peut à lui seul retenir et distribuer la sécrétion.

La progression du tube péritrophique est assurée par un ensemble de facteurs dont les actions s'additionnent :

1° La compression due au jeu de la trompe;

2° L'entraînement possible par le flux alimentaire lui-même;

3° L'action des contorsions de l'animal, de la larve particulièrement;

4° L'appel lointain des contractions du jejunum dont les pointes chitineuses n'ont probablement pas d'autre destination.

Dans le cas d'une bague chitineuse unique (*Dixa, Simulium*), la sécrétion visqueuse du proventricule se trouve pour ainsi dire

étalée en nappe régulière sur l'onglet de la bague de même qu'une étoffe se trouve *repassée* lorsqu'on la fait glisser, tendue, sur une arête vive. S'il y a plusieurs membranes élémentaires, elles se trouvent fusionnées en une seule (*Culex*).

Si l'on venait à entraver l'évacuation normale de la péritrophique chez la larve d'*Eristalis*, il est vraisemblable qu'elle s'accumulerait en anses contiguës à l'intérieur de l'intestin, donnant ainsi l'image de ce qu'on observe normalement chez les larves pédogénétiques des Cécidomyies. C'est, du reste, ce qui se produit lorsque les réactions musculaires s'effacent chez la larve affaiblie.

*
**

On a parfois avancé que la sécrétion de la péritrophique devait être la conséquence d'une excitation. Ainsi, Voinov admet que les premières cellules de l'intestin moyen sont entretenues dans un état de sécrétion permanente par de petites quantités de substances alimentaires qui filtreraient par l'orifice valvulaire. De même, il existerait, pour Hoare, un stimulus (action mécanique, chimiotactique ?) dû à l'aliment. Pour Semichon (*Apis*), il s'agirait d'un stimulus d'ordre chimique émanant de sécrétions du pollen. Van Gehuchten parle d'une action stimulante brutale causée par les pointes chitineuses de la valvule et Petersen, on l'a vu, n'hésite pas à recourir au traumatisme.

Or, Deegener (1913) fait justement observer que l'émission de la sécrétion précède l'ingestion des aliments. D'autre part, disséquant de jeunes larves de *Drosophila* quelques heures avant le moment attendu de l'éclosion, nous les avons trouvées pourvues d'une péritrophique normale. L'intervention d'un stimulus d'ordre chimique ou mécanique consécutif à l'alimentation ne nous semble donc pas indispensable; nous avons dit plus haut, par ailleurs, qu'à notre avis la sécrétion proventriculaire n'a pas les caractères d'une réponse à quelque excitation temporaire, mais qu'elle est *continue*.

Il est vraisemblable cependant d'admettre avec Roubaud que les micro-organismes, dans la zone très restreinte des mycétocytes chez la larve de Glossine, peuvent avoir une action « irritative locale » et activer d'une manière permanente la sécrétion péritrophique.

CHAPITRE III

CARACTÈRES DE LA MEMBRANE PÉRITROPHIQUE

Nous ne croyons pas inutile de résumer en une brève synthèse les principales propriétés de la péritrophique de sécrétion, telles qu'elles nous apparaissent à la suite de nos observations.

I. — Caractères physiques

Nous prendrons comme exemple une péritrophique élémentaire, simple par conséquent, de Diptère à proventricule, observée sur le frais.

La membrane péritrophique est *anhiste, incolore* et *translucide*. Son épaisseur est variable d'un type à un autre tout en restant constante pour un type déterminé. Chez la larve d'*Eristalis*, où l'évacuation permanente compense exactement la production rapide, elle atteint environ 1 μ, tandis que, chez la larve du Chironome, elle est de deux à trois fois plus considérable. Nous savons que si certains tubes trophiques paraissent relativement épais et opaques (*Ecculex*, larve), c'est à la suite d'une fusion étroite des membranes élémentaires.

La péritrophique est complètement lisse et ne présente jamais ni pores, ni ornements. Elle ne porte aucune trace des aspérités qui parfois garnissent l'intima du repli stomodéal, fait qui tient vraisemblablement à ce que la sécrétion est encore relativement visqueuse à cette place mais qui, dans tous les cas, semble prouver que la membrane ne provient pas de l'épithélium œsophagien invaginé. A l'extrémité postérieure, le tube membraneux est plutôt déchiré par les pointes du jejunum (*Musca corvina*) ou de l'ampoule rectale que percé de trous ainsi que le suggère Berlese.

A l'état de vacuité du tube interne, la membrane se montre plissée longitudinalement (p. interne de Drosophile) ou bien chiffonnée (p. externe) ou bien encore elle apparaît sous des formes géométriques plus ou moins régulières aux arêtes curvilignes. Au contraire, lorsqu'il est bourré de matières alimentaires, le tube est cylindrique et possède le diamètre non pas du cercle sécréteur, mais du repli stomodéal sur lequel il a été réalisé. Son calibre reste indépendant de la quantité de nourriture qu'il renferme comme de la forme et des dimensions de l'intestin.

Nous ne croyons pas que la péritrophique soit élastique; mais nous la considérons comme extensible en longueur (*Drosophila*). Le tube résiste aux tractions. C'est en raison de sa remarquable solidité que Schiemenz (1883) pensait à le faire servir, en s'entourant de précautions, à des recherches physiologiques. Nous avons réalisé nous-même quelques expériences sur la perméabilité du tube péritrophique et nous nous proposons de poursuivre des recherches plus précises sur ce sujet. Le tube n'offre par ailleurs aucune solution de continuité; les sécrétions antérieures et l'appoint fourni par le mésenteron viennent compenser le double processus d'usure dont il est le siège: destruction permanente par la partie postérieure et frottements intérieurs dûs à la circulation de l'aliment. Le remplacement latéral en particulier explique comment certains éléments susceptibles de diapédèse peuvent traverser en direction centripète le tube péritrophique infranchissable aux particules inertes (Chatton).

II. — Caractères d'ordre chimique

La péritrophique est-elle ou non de nature chitineuse ? Cette question se pose depuis que la membrane est connue. Certains auteurs n'ont pas hésité à la trancher; nous savons que c'est en grande partie sur le criterium de la chitine que Deegener fonde la distinction entre péritrophique et entonnoir. Mais, abstraction faite de cette coupure radicale, des opinions très différentes ont été émises à propos des mêmes objets, ainsi que nous l'avons constaté dans l'exposé des faits. Nous ne pouvons songer à les classer, mais il reste intéressant de tracer en quelques lignes le périmètre actuel de la question.

Toutefois, nous examinerons en même temps si les moyens que nous possédons pour déceler la chitine sont suffisamment précis pour qu'il soit possible d'appliquer à l'étude des péritrophiques des séries rationnelles de réactions sûres. Nous avons essayé, chaque fois qu'il a été possible de le faire, les principales réactions suivantes :

a) *Insolubilité dans les acides minéraux dilués — dans la liqueur de* SCHWEITZER, *dans les alcalis concentrés.* La résistance à la potasse est considérée par la plupart des auteurs que nous avons consultés comme un critérium satisfaisant (IMMS); elle marque le point de départ de presque toute les méthodes microchimiques de détection.

b) *Solubilité dans les acides minéraux concentrés avec apparition de glucosamine* (LEDDERHOSE); *solubilité dans les hypochlorites.* Il faut avouer que ces derniers caractères se montrent fort inégaux: ils donnent des résultats positifs entre les mains de LOOSS (1885), de LIST (Coccidés, 1886), négatifs avec BENGTSSON (*Phalacrocera,* 1897).

c) Enfin la série des colorations: épreuve de l'iode de ZANDER (1), de l'acide iodhydrique fumant (MANGIN). Depuis une quinzaine d'années, des recherches plus approfondies ont été entreprises par P. SCHULTZE, de Berlin, après VAN WISSELINGH et WESTER. SCHULTZE considère comme indispensable d'éliminer pour commencer les incrustations de la chitine, tant organiques (hydrates de C) qu'inorganiques (CO^3Ca) ; il est certain, en effet, que la difficulté la plus considérable, comme l'a fait remarque DE BEAUCHAMP (1909) « est toujours le nettoyage et l'isolement de formations aussi altérables ». On désincruste par la potasse, mieux encore par le diaphanol.

Incontestablement la chitine péritrophique serait à classer parmi les chitines si faiblement incrustées que le réactif donne directement, sans mordançage au diaphanol, la coloration violette de l'iode, chitines qui normalement ne se trouvent pas, chez les Arthropodes, en contact direct avec le milieu extérieur. Malheureusement, la technique au chlorure de Zn iodé de SCHULTZE semble difficilement applicable à ces membranes fragiles.

---

(1) Pflügers Arch., XLVI, 1897. — Ztschr. f. w. Mikr., XV, 1898.

Bien que les résultats fournis par les diverses techniques soient extrêmement variables et même, à l'intérieur d'une espèce donnée, souvent contradictoires d'un spécimen à l'autre, certains auteurs n'ont cependant pas hésité à se prononcer sur ce point. Les expériences de PETERSEN (1912) tendent à montrer que, chez l'Abeille, la péritrophique serait exclusivement composée d'albuminoïdes. C'est également l'opinion de TRAPPMANN (1923); et WEBER, dans son récent Lehrbuch (1933) confirme les vues de cet auteur, admettant que la péritrophique est une membrane non chitineuse, sans doute un colloïde protéiniforme faiblement perméable.

IMMS fait lui-même une distinction entre les péritrophiques nées d'un anneau épithélial antérieur, qui sont chitineuses parce qu'elles résistent à l'action de la potasse, et les membranes provenant d'une délamination à l'intérieur de l'intestin moyen tout entier, auquel cas la chitine doit de toute évidence leur faire défaut.

Mais d'un autre côté, WIGGLESWORTH avance que partout où elle existe, la péritrophique est composée de chitine. De plus, nous devons faire état des recherches de CAMPBELL (1929) qu'une méthode particulière de détection — une modification de la technique de VAN WISSELINGH, — amène à découvrir de la chitine dans la membrane péritrophique de la Blatte et même dans celle de l'Abeille. S'il en est réellement ainsi, la cellule épithéliale du mésenteron joindrait à ses propriétés absorbantes et zymogènes celle de sécréter de la chitine.

Les réactions que nous avons tentées, en marge de nos observations, ne nous ont pas donné de résultats comparables ni constants; nous restons convaincu de la grande variabilité de composition chimique de la membrane péritrophique. C'est pourquoi nous avons évité de nous prononcer pour ou contre sa nature chitineuse.

L'épreuve brutale de l'acide sulfurique concentré reste, en somme, la seule qui nous ait fourni des caractères nettement tranchés et constants. Nos principales observations à ce point de vue sont résumées dans le tableau comparatif ci-dessous qui groupe la plupart des Ordres étudiés dans ce travail :

Solubilité dans SO^4H^2	Insolubilité dans SO^4H^2
Periplaneta (Orthoptères)	
Forficula (Dermaptères)	
Monotylota (Embioptères)	
Calopteryx l. (Ephéméroptères) .	*Aeschna* l.
Pieris l. (Lépidoptères)	
Melolontha l. (Coléoptères)	
Apis l. (Hyménoptères)	
Vespa l. (Hyménoptères)	
Ctenocephalus l. (Aphaniptères)	
	Diptères
	Phalacrocera l. (Tipulidæ)
	Ptychoptera l. (Ptychopteridæ)
	Pericoma l. (Psychodidæ)
	Aëdes l. (Culicidæ)
	Chaoborus l. (Culicidæ)
	Chironomus l. (Chironomidæ)
	Ceratopogoninæ
	Dixa l. (Dixidæ)
Platyura l.	Mycetophilidæ
	Orphnephila l. (Orphnephilidæ)
	Simulium l. (Simuliidæ)
	Microdon l. (Syrphidæ)
	Drosophila l. a. (Drosophilidæ)
	Musca l. a. (Muscidæ)
	Stomoxys a. (Muscidæ)

La résistance à l'acide sulfurique permet donc d'établir grossièrement deux grandes divisions parmi les enveloppes péritrophiques que nous avons examinées.

Dans la première division (solubilité instantanée et sans résidu) rentrent les *membranes typiques de délamination,* que l'Insecte soit complètement dépourvu de proventricule ou qu'il possède une formation proventriculaire plus ou moins bien définie *(Forficula, Pieris)*. Restent insolubles, par contre, à chaud aussi bien qu'à la température du laboratoire, les membranes des Diptères, lesquelles tirent leur origine d'un proventricule *s. str.*

Néanmoins, ce tableau met en relief deux cas exceptionnels que nous devons tenter de justifier. Tout d'abord, si les membranes de *Platyura* disparaissent dans l'acide, il convient de rapprocher cette propriété du fait que la partie antérieure du mésenteron, chez ces larves, n'est séparée du reste de l'intestin par aucune constriction qui permette de le considérer comme un proventricule nettement individualisé. D'autre part, cette région n'est nullement spécialisée dans la production des péritrophiques; les membranes glissent simplement, comme on l'a vu, le long de la trompe semi-rigide mais ne se moulent pas à sa surface. C'est un cas banal de délamination, exceptionnel chez les larves de Nématocères.

En ce qui concerne les larves d'*Aeschna,* nous avons constaté que les membranes de leurs sacs péritrophiques s'amincissent considérablement en présence de l'acide; toutefois, elles ne sont pas complètement dissoutes. Nous pensons en conséquence qu'à ce point de vue encore il doit exister entre les péritrophiques proventriculaires et les membranes de délamination toute une série de formes intermédiaires. Comme le fait judicieusement remarquer De Beauchamp (1909), bien que la résistance vis-à-vis des acides apparaisse comme un caractère chimique, il convient probablement de ne point chercher dans ces différentes membranes des substances différentes, mais plutôt de supposer qu'elles peuvent renfermer une même substance *sous différents états*. Ces états de substance seraient peut-être en relation avec l'état physique ou le degré de polymérisation. Ce sont là des hypothèses auxquelles nous prépare la chimie des polysaccharides.

En définitive, les réactions microchimiques employées avec quelque succès pour les pièces dures des Arthropodes semblent difficilement applicables aux membranes minces qui flottent dans l'intestin des Insectes ; en raison de l'inconstance des résultats obtenus, nous ne croyons pas qu'elles puissent apporter actuellement une importante contribution à la connaissance des péritrophiques.

III. — Propriétés physiologiques

Les propriétés capitales des péritrophiques consistent uniquement dans leur *perméabilité*. En raison de la situation qu'elle

occupe à l'intérieur de l'intestin moyen, la membrane apparaît *a priori* comme un *dialyseur*. (Vignon, Schaudinn, Stuhlmann, Mc Dunnough, Chatton, Trappmann, Wigglesworth). L'expérience parle dans le même sens. Voinov (1918 c), injectant du rouge Congo ou de l'éosine dans la cavité générale des Odonates, retrouve ces colorants à l'intérieur du tube péritrophique. De son côté Steudel, à la suite de recherches sur l'absorption du fer, reconnaît à la membrane une « perméabilité extraordinaire ». Bordas (1905) admet *a priori* un double courant osmotique, centripète en avant (sens de la digestion), centrifuge en arrière (sens de l'absorption). Suivant Loele, Berlese penserait que la péritrophique, en tant que dialyseur, se laisse franchir par les peptones, mais barre la route aux albumines.

Comme on vient de le voir, c'est encore chez les Diptères que la membrane apparaît obligatoirement comme perméable. Cependant, cette propriété a été contestée soit en raison de la grande résistance que la membrane offre aux agents chimiques, soit parce qu'elle est dépourvue de pores, soit même sans raison apparente (Eberli). D'un autre côté, si la péritrophique est de nature chitineuse, le problème se ramène à celui de la perméabilité de la chitine. Or, si Deegener ne voit dans la présence d'une cuticule aucun obstacle à l'absorption, Cuénot, par contre (1895) parle, chez les Orthoptères, d'une « impénétrable cuticule chitineuse » et Biedermann refuse toute fonction d'absorption au jabot pour cette raison que sa paroi interne « von einer Chitincuticula überzogen wird ».

Eidmann a tenté de résoudre expérimentalement la question: il opère sur l'intima de *Periplaneta* isolée par la potasse (1) et montre que les membranes chitineuses, même dépourvues de pores, ne sont pas un obstacle aux phénomènes osmotiques ; leur degré de perméabilité est fonction inverse de leur épaisseur.

Montalenti (1930) qui a étudié chez les Isoptères la perméabilité de la péritrophique relativement à différents colorants, établit que cette perméabilité est en rapport avec l'ordre de grandeur

---

(1) On doit remarquer que le traitement à la potasse est au seuil de l'expérimentation comme il se trouvait en tête des manipulations microchimiques.

des micelles colloïdales des diverses substances: les particules les plus considérables seraient admises chez les types carnassiers et les omnivores.

Si nous considérons le cas de la larve des Syrphides, où le tube péritrophique, dépassant de loin l'orifice anal, constitue une barrière mince, mais permanente et complètement étanche, entre la masse des grains de pollen ingérés et l'épithélium mésentérique, il faut bien admettre *a priori* la perméabilité de la membrane *dans l'un et l'autre sens.* Il en est de même pour les sacs composés qui tapissent l'intestin des larves d'*Aeschna,* ainsi qu'il résulte d'une véritable démonstration expérimentale survenue au cours de nos recherches: nous avions extirpé de l'intestin moyen de la larve un sac étanche fermé aux deux extrémités et rempli d'un liquide clair dont nous ignorions la composition; nous avons obtenu la plasmolyse instantanée de ce sac en le plongeant, sous le microscope, dans une goutte d'une solution fortement sucrée. Nous ne faisons que relater au passage cette simple indication, nous réservant de reprendre par la suite l'étude du phénomène sur les péritrophiques qui se prêtent à l'expérimentation.

Peut-être faut-il voir aussi dans l'augmentation de l'épaisseur et de la colorabilité de la membrane, lorsqu'on s'éloigne du proventricule, un indice de l'encrassement progressif dont elle est le siège en raison du double courant qui la traverse ?

En tout cas, bien qu'il convienne de faire quelques réserves à propos de l'expérience d'Eidmann parce qu'elle a porté sur des fragments d'intima soumis au préalable à l'action de la potasse, il semble qu'actuellement la nature chitineuse de la membrane ne saurait plus servir d'argument en faveur de sa non perméabilité, ou inversement.

CHAPITRE IV

FONCTIONS DU TUBE PÉRITROPHIQUE

Si l'on fait abstraction de Moebusz pour qui la signification de la péritrophique est nulle ou de dernier ordre, la plupart des auteurs ont soutenu que cette membrane devait jouer un certain rôle physiologique. On peut admettre que ce rôle n'est pas toujours indispensable dans la Classe des Insectes puisque des Ordres entiers en sont dépourvus ; par contre, on est amené à supposer que chez les Diptères par exemple, il pourrait être d'une importance capitale.

Définir le rôle de la péritrophique, c'est rechercher quelles conséquences peut entraîner pour l'Insecte sa présence à l'intérieur de l'intestin moyen.

I. — Protection de l'épithélium

L'opinion la plus généralement exprimée est que la péritrophique se comporte vis-à-vis de l'épithélium sous-jacent comme un simple appareil de protection mécanique. Ainsi, pour Schiemenz, la présence d'une membrane est justifiée chez l'Abeille par la présence d'aspérités à la surface du pollen dont l'Insecte fait sa nourriture. Deegener constate que si la péritrophique fait défaut chez le Dytique, elle existe par contre chez la larve de *Deilephila,* ce qui suffit à démontrer son rôle protecteur. Certains auteurs vont plus loin: la protection de l'épithélium serait, pour Miall et Hammond, l'unique fonction de la membrane. Steudel pense de même malgré qu'il ait reconnu, comme on l'a vu, son extraordinaire perméabilité. C'est encore l'opinion de Krüger et de Swingle.

Lang (1921) admet que cette fonction de préservation s'excerce spécialement au bénéfice des cryptes de régénération.

Par contre, STUHLMANN, en présence d'une péritrophique chez les Glossines qui ne *semblent* avoir besoin d'aucune sorte de protection, conclut que cette fonction reste pour le moins douteuse.

A notre avis, il est bien évident que la présence d'une membrane, aussi mince qu'elle puisse être, interposée entre l'aliment plus ou moins finement broyé et l'épithélium délicat de l'intestin peut être logiquement interprétée dans le sens d'une protection pour ce dernier. Lorsqu'il s'agit d'un aliment liquide, cette fonction apparaît moins nettement. De toutes façons, il conviendrait de considérer l'importance de cet appareil protecteur comme secondaire puisqu'il ne fait que superposer son effet à celui que les auteurs attribuent au plateau strié. Pour conclure, nous croyons fermement qu'il faut chercher dans un autre ordre de faits la signification de la membrane péritrophique.

II. — FONCTIONS DIGESTIVES INDIRECTES OU SECONDAIRES

Nous avons vu que le tube péritrophique — au moins celui des Diptères — doit être regardé *a priori* comme un dialyseur. Nous en possédons une preuve expérimentale grossière (sacs d'*Aeschna*).

Tous les auteurs cependant ne l'admettent point: MIALL (1895) imagine que les produits d'élaboration s'échappent du sac par son extrémité distale — qu'il croit être libre — puis remontent le long du manchon péritrophique au contact direct de l'épithélium absorbant. Il faut remarquer que cette manière de voir laisse supposer que la membrane est perméable au moins dans le sens centripète ; autrement, il serait nécessaire de chercher la voie de pénétration des sucs digestifs à l'intérieur du boyau. De même, DELL parle d'un mouvement rétrograde des produits de la digestion dans l'espace péritrophique.

A l'inverse de MIALL, VERSON pense que les sucs digestifs déversés dans l'espace annulaire le remontent jusqu'à la naissance de l'intestin moyen afin d'imprégner les aliments à ce niveau. Mais il est clair que VERSON n'a pas débrouillé les rapports antérieurs du tube péritrophique.

Dans tous ces cas, la membrane n'aurait d'autre but que de régler la circulation des liquides au cours de la digestion intestinale — la répartition du travail de la digestion tout entier, disait déjà Adlerz.

Cependant, d'autres hypothèses plus intéressantes, et qui ne sont pas fondées sur des erreurs de topographie, méritent d'être citées: Pour Cuénot (1895 b) la membrane péritrophique pourrait régulariser la progression des matières ingérées. De même Trappmann pense que le passage des aliments dans le mésenteron se trouve ralenti, de manière qu'ils séjournent le plus longtemps possible au contact des sucs digestifs. Et Martynoff constate une dispersion plus régulière des liquides muqueux.

III. — Fonctions digestives *s. str.*

Rappelons que Petersen rapproche la péritrophique de la tige cristalline décrite par Barrois et affirme la présence, dans cette membrane, d'un ferment protéolytique. De son côté Kœhler (1920) écrit : « Kann den gallertigen Membranhüllen in physikalisch - chemischer Hinsicht für Durchtritt, Konzentration und stoffliche Beschaffenheit der Nahrungsstoffe eine bedeutende Rolle zukommen ». Et l'on sait que Pawlowsky et Zarin décrivent la desquamation d'une bordure en brosse *imbibée de sucs digestifs.*

IV. — Fonctions de réserve

Enfin, on a pu considérer la péritrophique du Ver de farine (larve de *Tenebrio*) comme une réserve de matériaux en vue de la métamorphose (Biedermann). Mais Petersen pense que si cette opinion est défendable pour la tige cristalline des Mollusques, elle ne saurait s'appliquer à la péritrophique.

Opinion personnelle

Nous avons déjà dit que le rôle protecteur de la membrane interne pouvait être admis; aussi bien serait-il difficile de prouver le contraire.

Rappelons que, dans le cas particulier de l'évacuation brusque des sacs péritrophiques chez la larve d'*Aeschna,* la membrane nous semble appelée à protéger efficacement les branchies rectales contre toute souillure d'origine alimentaire.

Mais on peut poser *a priori* que cette membrane est perméable dans les deux sens. Nous possédons de sa perméabilité une indication expérimentale.

D'autre part, si l'on considère un tube péritrophique étanche d'origine proventriculaire, on constate que la membrane a nécessairement pour effet d'égaliser les pressions des liquides qui baignent ses deux faces, et l'on conçoit que, dans ces conditions, la pression optima nécessaire à l'absorption puisse être réalisée dans l'espace péritrophique.

En même temps, le contact entre les particules ingérées et les sucs digestifs se trouve prolongé, circonstance qui compense vraisemblablement, dans certains cas, la brièveté du tractus intestinal.

De plus, on peut penser que, par suite de l'accumulation des sucs digestifs dans le réservoir péritrophique, l'effet de l'alternance des phases de sécrétion et de repos qui caractérise la cellule épithéliale se trouve pour ainsi dire annulé. Le processus de digestion qui normalement devrait se produire d'une manière intermittente au niveau de la cellule intestinale, se trouve reporté au niveau de la membrane péritrophique où il peut se dérouler d'une manière tout à fait continue.

CHAPITRE V

RAPPORTS DU TUBE PÉRITROPHIQUE ET DES PARASITES INTESTINAUX

Nous ne pouvons terminer sans dire quelques mots des rapports qui existent nécessairement entre l'enveloppe alimentaire et les parasites intestinaux auxquels cette enveloppe crée des conditions particulières et qui, dans d'autres cas, peuvent en revanche modifier sa manière d'être.

Le synchronisme que SOMMER croyait normal entre la mue tégumentaire et celle du tractus intestinal n'existerait pas dans le cas d'infection grégarinienne. LÉGER et DUBOSCQ admettent que, la péritrophique étant une simple mue cuticulaire (larve de *Timarcha, Clepsidrina Munieri*), la jeune Grégarine détermine de bonne heure la disparition de la brosse et du plateau tout entier; la membrane présenterait ainsi, aux points d'insertion du parasite, une solution de continuité et se détacherait finalement percée d'autant de trous, perdant dans ce cas tout rôle défensif.

Si l'on en croit HENNEGUY, la péritrophique du Ver à soie se laisse traverser par les corpuscules de la Pébrine tandis que celle d'autres chenilles (*Liparis chrysorrhea*) reste au contraire imperméable. « Dans la flacherie du Ver à soie, elle s'épaissit considérablement jusqu'à atteindre 10 ou 14 fois son épaisseur normale, et c'est dans son intérieur que se développent les microbes ».

Le problème devient plus complexe lorsqu'il s'agit d'un système de péritrophiques proventriculaires. CHATTON (1) le premier (1912 a) a mis en lumière le comportement des Flagellés intestinaux de *Drosophila confusa* vis-à-vis de l'enveloppe péri-

(1) Voir également M. LÉGER, A. LÉGER et E. CHATTON, 1912.

trophique. « C'est là un ordre de faits écrit-il, dont les auteurs ne s'étaient pas jusqu'ici préoccupés ». Dans une série de notes publiées entre 1906 et 1920, CHATTON fait intervenir constamment la membrane péritrophique dans l'étude des parasites intestinaux tant chez les Cladocères que chez les Diptères. Il trace une fois pour toutes les limites du cadre dans lequel doivent évoluer les Flagellés et divise à cet effet le mésenteron en deux régions concentriques séparées par la membrane : l'une axiale, boyau ou *espace endotrophique* (=*intraperitrophic space* des Anglais), l'autre en forme de manchon compris entre la paroi intestinale et la membrane, l'*espace péritrophique* (=*extraperitrophic space*). D'où la distinction entre deux sortes d'infections suivant qu'elles sont localisées dans l'un ou l'autre de ces compartiments.

En principe, l'espace endotrophique peut constituer un excellent milieu de culture, mais rien de plus; au contraire, dans l'espace péritrophique, les parasites sont réellement en contact avec leur hôte et, de plus, ils baignent dans un liquide nutritif élaboré. C'est là que CHATTON place les *Pansporella* (1925). PANTEL avait montré (1910) que la jeune larve parasite de certains Tachinides (*Compsilura*) à l'intérieur de Chenilles de Bombycides « occupe dans l'hôte une situation rigoureusement déterminée, entre la membrane péritrophique et l'épithélium intestinal » et que par conséquent il semble bien que « non seulement la mouche inocule le parasite, mais encore qu'elle l'établit directement dans une *station de choix* ».

Mais comment les Flagellés intestinaux, par exemple, parviennent-ils dans l'espace péritrophique ? Nous croyons pouvoir, dans bien des cas, répondre d'une manière satisfaisante à cette question.

Il est inutile de spécifier que nous ne pensons pas avec MIALL (1896) à un entraînement passif des parasites par l'écoulement du chyle.

Cas de Drosophila confusa infectée par Leptomonas Drosophilae

Cette infection est endotrophique chez la larve, péritrophique chez l'adulte. Si l'infection se transmet de la larve à l'adulte par

l'intermédiaire de la pupe, il n'y a rien de surprenant à ce que les Monadiens endotrophiques, emprisonnés dans le méconium larvaire que l'on rencontre toujours dans l'intestin des jeunes Drosophiles, puissent, à un moment donné, infecter directement la région péritrophique de l'imago. Nous l'avons maintes fois constaté.

Cependant, des imagos provenant d'élevages *purs* (au point de vue qui nous occupe), peuvent contracter une infection d'origine alimentaire dont nous avons pu suivre l'évolution en leur faisant absorber des kystes à *Leptomonas*. Chatton et moi avons montré (1924) que, dans ces conditions, l'infection, d'abord endotrophique, devient rapidement péritrophique (1).

Le mécanisme, que nous avons observé de très près et pendant plusieurs années, est le suivant: la membrane n'est pas traversée; elle reste imperméable aux Monadiens; aussi voit-on de jour en jour l'infection endotrophique, très faible au début (quelques unités), suivre le flux alimentaire et gagner peu à peu l'ampoule prérectale dans laquelle les Flagellés peuvent se répandre, car la péritrophique ne dépasse guère la collerette qui la précède immédiatement (fig. 76).

D'ailleurs, dans le cas où la membrane s'étendrait jusqu'à l'anus et même au delà, il ne serait pas impossible que les éléments flagellés pussent la traverser en utilisant les déchirures occasionnées par les pointes de la collerette préampullaire (prorectal valve). Quoi qu'il en soit, les Monadiens qui ont abandonné l'espace endotrophique, impropre à leur évolution (Chatton), remontent dans l'espace annulaire où l'infection peut dès lors devenir massive (1).

Si, chez la larve, l'infection à *Leptomonas* se borne à une simple culture endotrophique, c'est vraisemblablement parce que le tube péritrophique, non déchiré, s'étend normalement jusqu'à l'anus qu'il franchit la plupart du temps en formant des boudins cylindriques de quelques millimètres. On peut également noter que, chez la larve comme chez l'adulte, la membrane n'est pas

---

(1) Ce fut d'ailleurs la première idée de Chatton et Alilaire (1908).

(1) C'est encore cet itinéraire que relève Chatton (1912 c) à propos de l'infection d'un Muscide Borboride (*Sphaerocera subsultans* L.).

perméable au *Leptomonas*. De même, il est probable que la larve d'*Eristalis* doit échapper à toute infection péritrophique de la part de Flagellés pour qui sa membrane constitue une barrière.

Cas de Drosophila confusa infectée par Trypanosoma Drosophilae

Chez le Drosophile, on rencontre également un Trypanosome qui se loge à l'intérieur des tubes de Malpighi de l'imago, mais qui occupe chez la larve une situation également péritrophique. CHATTON pense que, dans ce cas, les Trypanosomes traversent nécessairement la membrane pour atteindre leur milieu définitif, grâce à un pouvoir diapédétique plus élevé que celui des *Leptomonas*.

Nous ajouterons à ce cas une observation personnelle :

Cas de Drosophila immigrans Sturt. infectée par Leptomonas sp.

Nous avons observé (AUBERTOT, 1928) chez un Drosophile peu commun en Europe, *D. immigrans* Sturt., une infection à *Leptomonas* dont l'évolution paraît s'effectuer suivant un schéma analogue au précédent. Nous avons perdu accidentellement nos élevages avant d'avoir eu le temps de fermer le cycle du Monadien qui reste lui-même inédit. Le *Leptomonas*, qui paraissait spécifique, a été trouvé dans la totalité des Mouches examinées (plusieurs centaines). Il occupait toute la lumière des tubes de Malpighi chez l'imago, mais pullulait particulièrement dans leurs troncs communs, au voisinage de l'intestin ; il existait, emballé dans les cæcums cardiaques de la larve de 1100 μ, trois heures après l'éclosion. Or, nous savons que la péritrophique est en place avant l'éclosion; les Monadiens, apportés avec l'aliment, avaient dû réussir à franchir cette membrane soit à la faveur de sa fragilité, soit grâce à un pouvoir diapédétique particulièrement élevé.

Il est donc logique, si l'on compare ces résultats aux considérations d'HENNEGUY rapportées plus haut, d'admettre que la localisation et même l'évolution des infections intestinales sont fonction en même temps du degré de perméabilité de la péritro-

phique et de l'acuité du pouvoir diapédétique des parasites considérés.

Toutefois, étant donné que la similitude d'origine rend les péritrophiques comparables d'une espèce à l'autre, il est vraisemblable que la question se ramène en définitive à *l'intensité du pouvoir diapédétique des parasites.*

Les considérations qui précédent peuvent être résumées en quelques lignes :

I) Chez la larve, l'infection se réduit à une culture endotrophique (*L. Drosophilae*) dans le cas de Monadiens rigides; elle s'installe d'emblée à l'état péritrophique par effraction lorsque les parasites sont diapédétiques (*Trypanosoma drosophilae, Leptomonas* de *D. immigrans*).

II) Chez l'adulte, l'infection est péritrophique d'emblée:

a) lorsqu'elle est transmise par la pupe;

b) lorsque les parasites sont diapédétiques (Monadiens de *Sphaerocera*).

Dans le cas où les parasites, rigides même sous leur forme trypanoïde, ne peuvent traverser la péritrophique, l'infection commence par une culture endotrophique qui peut se propager de mouche à mouche, mais qui devient la plupart du temps péritrophique en contournant la membrane à son extrémité, ou en mettant à profit les perforations ou les déchirures dues aux épines de l'intestin terminal.

Le trajet du *Trypanosoma Grayi* a été suivi récemment (Hoare, 1931 a), chez la Glossine. L'auteur montre que la situation du Trypanosome est fonction du développement de la péritrophique; il schématise les migrations consécutives qu'accomplit le parasite, mais n'ajoute rien aux résultats obtenus en 1924 par Chatton et par moi.

Cas des Cladocères

Nous ne ferons que mentionner en terminant le cas des Daphnies qui ont fait de la part de Chatton (1920-25) l'objet d'études approfondies. Il existerait dans ce cas une péritrophique postérieure ou rectale, homologue de l'antérieure, prenant insertion dans le sillon limite de l'intestin moyen et du rectum. L'*Amoebi-*

dium recticola, fixé sur la face interne de cette membrane se trouverait ainsi pincé entre les deux péritrophiques. Or, CHATTON et ROUBAUD (1909) ont fait connaître chez les larves de *Simulium,* un cas de parasitisme par un *Amoebidium* très voisin de *l'A. recticola* et qui, chez ces Nématocères, est fixé sur la cuticule chitineuse du rectum, plus ou moins adhérente à l'épithélium suivant l'âge des larves. Nous pensons donc que la membrane décrite par CHATTON comme péritrophique postérieure n'est que la cuticule proctodéale plus ou moins décollée de l'épithélium, seule membrane du reste que nous ayons jamais observée à cette place.

Chez les Daphnies, la traversée de la membrane de dedans en dehors, interdite aux particules inertes, est au contraire possible « pour les éléments capables de diapédèse comme le sont les germes des parasites intestinaux. » De même, il est facile de concevoir le passage progressif, dans le sens inverse, de kystes inertes si l'on admet, comme nous l'avons montré, que le sac péritrophique qui s'use par sa face interne, est constamment renforcé extérieurement par l'apport de fragments membraneux détachés de l'épithélium.

Enfin, rappelons que la présence de Flagellés intestinaux a permis à HOARE de soutenir contre WIGGLESWORTH que la péritrophique des Glossines est produite d'une manière continue. De même, c'est à des infections massives de Monadiens que nous avons pu nous rendre compte nous-même avec précision de l'existence, tout le long de l'intestin moyen, de deux péritrophiques superposées chez la Mouche domestique. L'infection était strictement endotrophique, à l'intérieur de la péritrophique interne seulement.

CONCLUSIONS GENERALES

La question des membranes péritrophiques doit sa complexité au fait que, si elle concerne plus particulièrement les Arthropodes, elle s'étend également à presque tous les autres groupes zoologiques et que, limitée aux Insectes ou même aux seuls Diptères, elle n'en comporte pas moins une grande diversité de points de vue; nous avons dû, en conséquence, disperser considérablement nos efforts, tout en réservant, afin de respecter l'ordre logique des investigations, la première place à l'anatomie comparée. C'était une lourde tâche que de faire le point sur l'état d'une question aussi éparpillée et de poser correctement le problème. Nous y avons consacré tous nos soins, toutefois sans jamais nous bercer de l'illusion de résoudre une telle équation ni d'apporter ici des conclusions lapidaires.

Nous nous efforcerons cependant, pour terminer, tout en ordonnant les résultats glanés en cours de route, de montrer comment nous pensons avoir contribué à la connaissance des membranes péritrophiques en nous tenant au large des deux écueils que nous a révélés notre longue et patiente bibliographie: le finalisme étroit et les généralisations hâtives.

1) Résultats intéressant l'Anatomie du tube digestif des Insectes

Nous avons multiplié les schémas originaux et fourni des croquis d'ensemble du tube digestif chez les Insectes peu étudiés jusqu'ici à ce point de vue (par exemple *Monotylota Ramburi*, larve de *Ctenocephalus canis*). Lorsque nous avons repris des figures déjà existantes, ce fut pour les compléter ou pour y introduire quelque rectification. Ainsi nous signalons l'absence de jabot chez les larves de Drosophile, de même que nous réta-

blissons la topographie exacte des tubes de Malpighi chez l'imago.

Nous avons cru devoir attirer l'attention sur le fait que la région de l'intestin terminal qui suit immédiatement la valvule pylorique est en général fortement musculeuse, très contractile et, en conséquence, toujours rigoureusement vide: nous lui avons appliqué le nom de *jejunum*. Les contractions péristaltiques du jejunum sont, à nos yeux, un important facteur de progression non seulement pour les résidus de la digestion dans le mésenteron (*Eccoptogaster*), mais encore pour le tube péritrophique lui-même; parfois ce dernier se trouve dissocié mécaniquement à ce niveau lorsque l'intima est hérissée de pointes chitineuses (*Musca corvina*).

Dans le but de faire cesser la confusion qui régnait dans les mémoires originaux et jusque dans les livres d'enseignement entre le proventricule et le gésier, nous avons été amené à nous faire de l'un et de l'autre de ces organes une représentation précise. Nous considérons le gésier comme une *différenciation locale de l'intestin antérieur* dont l'intima se renforce d'*épaississements chitineux* dendroïdes ou sétiformes plus ou moins intriqués à l'intérieur d'une *musculaire puissante*. Nous n'y voyons pas plus un appareil exclusivement masticateur (Kaumagen) qu'un simple filtre inerte. A notre avis, il est vraisemblable que, dans bien des cas, le gésier peut assurer, en même temps qu'une imprégnation par les sucs digestifs, une nouvelle division des aliments brassés et ramollis au préalable à l'intérieur du jabot. Toutefois, les particules irréductibles reflueraient dans le jabot et parfois même seraient rejetées à l'extérieur. Il s'agirait par conséquent d'un *appareil actif de filtration*, d'ailleurs assez imparfait la plupart du temps.

Au contraire, le proventricule, constitué par un repli de l'intestin antérieur (œsophage) à l'intérieur de l'intestin moyen, représente un organe d'*origine stomo-mésodéale*. Cet organe peut renfermer de faibles ornements chitineux variés, mais jamais d'épaississements odontoïdes ou sétiformes obéissant à une musculature spéciale; de plus, s'il intervient dans les phénomènes de la digestion, ce n'est que d'une manière indirecte parce qu'il sécrète l'enveloppe péritrophique.

Nous avons signalé la tendance que semble posséder la paroi de l'intestin moyen à se délaminer au niveau de l'isthme proventriculaire pour former une languette dirigée en arrière, et dont le rôle valvulaire ne fait guère de doute; cette languette, très épaisse et observée à titre exceptionnel chez *Drosophila,* semble moins rare chez la larve des *Ceratopogoninae* et devient normale chez celle du Chironome où elle constitue la bague externe.

2) Résultats concernant la Systématique

Dermaptères. — La distinction que nous avons établie plus haut montre que chez les Dermaptères *(Forficula)* c'est un appareil proventriculaire qui occupe la région proximale de l'intestin moyen. Topographiquement, cet organe se substitue au gésier des Orthoptères. Ce fait est assez caractéristique pour justifier à notre point de vue le maintien d'un Ordre des Dermaptères distinct de celui des Orthoptères.

Groupe des Corrodentia. (Isoptères + Embioptères). Les Isoptères ont été parfois réunis aux Embioptères. Si l'on compare chez ces Insectes la morphologie du tube digestif, on constate que les Isoptères sont pourvus d'un proventricule rudimentaire à trompe molle, musculeuse et d'un tube péritrophique relativement simple tandis que les Embioptères n'ont pas la moindre ébauche de proventricule et possèdent un manchon multimembraneux très épais. La constitution anatomique du tube digestif plaide donc, elle aussi, en faveur de la séparation des deux Ordres.

En revanche, la création d'une famille des *Ptychopteridae* extraite du groupe si polymorphe des Tipulides, n'apparaît, du point de vue qui nous occupe, que comme une complication, les Ptychoptères se rattachant nettement, par la structure de leur proventricule à deux étages, aux Phalacrocères.

3) Les membranes péritrophiques

Nos recherches ont porté sur des types appartenant à tous les Ordres d'Insectes, à l'exception des Psocoptères, des Anoploures et des Strepsiptères pour lesquels nous avons dû nous contenter de quelques documents bibliographiques.

La membrane péritrophique semble faire complètement défaut dans la totalité des Hémiptères ainsi qu'on le savait déjà. Chez les Thysanoptères, les Hyménoptères Formicoïdes, chez les imagos de Diptères Orthorrhaphes que nous avons étudiés, on trouve des fragments de membranes internes, mais sans qu'aucune enveloppe alimentaire continue soit réalisée.

Partout ailleurs il existe un véritable tube péritrophique souvent feuilleté, et alors opaque et très épais, ou au contraire mince et transparent, plus rarement simple (Diptères). Nous avons signalé l'existence d'une membrane interne chez les Ichneumonides — qui passaient pour n'en point avoir —; de même, nous avons montré que si, parmi les Papillons adultes, le Bombyx du Mûrier en est complètement dépourvu, il en existe une extrêmement nette, par contre, chez la Piéride du Chou. Sans doute l'absence de membrane est-elle en rapport, chez le Bombyx, avec le fait que ce dernier ne s'alimente pas au cours de son existence éphémère.

Origine de la péritrophique élémentaire. — Relativement à l'origine de la péritrophique élémentaire, chaque auteur a apporté une hypothèse personnelle s'inspirant du type qu'il avait eu sous les yeux et, par suite, souvent très différente des hypothèses déjà proposées; certains ont eu le tort de vouloir étendre leur propre conception à la généralité des Insectes et d'affirmer en même temps que leurs devanciers s'étaient trompés. Or, nous avons fait justice des erreurs graves que nous avons pu constater et qui, à la vérité, sont peu nombreuses. Nous avons fait nous-même la décevante expérience de la multiplicité d'aspects que peut revêtir le problème. Tout en dégageant notre opinion personnelle, nous avons en toute occasion contrôlé avec impartialité les résultats antérieurement acquis; finalement nous avons été amené à considérer, au point de vue de leur origine, plusieurs types de péritrophiques que nous avons cherché à relier en une même chaîne continue et progressive.

a) Chez un Orthoptère Locustide (*Phasgonura viridissima*), la péritrophique élémentaire représente le dernier tableau d'une *délamination* de la *limitante interne de la bordure en brosse.* La présence de bordures étagées indiscutables, soulignées d'une

striation cytoplasmique interne, nous a permis d'affirmer que ce phénomène se produisait périodiquement suivant le rythme même des phases de sécrétion et du renouvellement des bordures; nous avons pû reconstituer les différentes phases du processus qui mène à la formation d'un *tube péritrophique multiple*. La membrane dérive donc, dans ce cas, de la cellule épithéliale banale du mésenteron qui, en même temps, joue un rôle actif dans les phénomènes de la digestion.

Il semble que ce processus puisse s'appliquer sans grandes modifications aux Plécoptères, aux Neuroptères, aux Embioptères et à certains Coléoptères (Dytiscides).

b) Chez la larve d'*Apis mellifica,* le sac péritrophique émane d'un *anneau cellulaire* plus ou moins large, situé dans la région antérieure de l'intestin moyen et fonctionnant comme *foyer principal de production.* Tout se passe comme si la fréquence du rythme des délaminations se trouvait accrue; les bordures en brosse se superposent, à peine reconnaissables et comme fondues dans une sécrétion abondante, tandis que les limitantes apparaissent comme autant de stries curvilignes parallèles qui bordent les massifs cellulaires. La *coulée* qui émane de ces massifs s'étire et s'amincit progressivement à la manière d'une nappe visqueuse. Dans ce cas, l'enveloppe *péritrophique de sécrétion* ainsi constituée se différencie nettement des *péritrophiques de délamination* dérivant des cellules banales de l'intestin moyen et qui viennent doubler sa face externe. Il résulte de là un *système de deux péritrophiques multiples* dont l'interne (sécrétion) reste la plus épaisse. Il est difficile de déterminer jusqu'à quel point cette dernière peut s'imbiber de ferments et manifester ainsi des *propriétés digestives* ainsi que certains auteurs l'ont avancé ?

En dehors d'*Apis mellifica,* nous avons observé cette disposition chez la Chenille de *Bombyx Mori.*

Nous en trouvons une indication chez les Trichoptères (superposition de brosses courtes) et peut-être aussi ,parmi les Coléoptères, chez certains Lamellicornes (*Melolontha*).

c) C'est toujours dans la région antérieure de l'intestin moyen — région que la plupart des auteurs s'accordent à considérer comme principalement sécrétrice, — et cette fois au niveau de la jonction stomo-mésodéale, que nous avons à rechercher dans

tous les autres cas, l'origine de l'enveloppe péritrophique. Cette région se spécialise entièrement, en effet, pour former le *proventricule*. Or, si des membranes de délamination plus ou moins agrégées peuvent apparaître en l'absence de proventricule, nous n'avons par contre, dans nos cahiers, aucune observation de proventricule sans péritrophique.

Le proventricule, défini plus haut d'après sa topographie, représente pour nous un organe indépendant qui, à son maximum de spécialisation, est susceptible d'assurer la production régulière et permanente d'un tube membraneux étanche. Etant donné d'autre part que l'aliment parvenu dans l'intestin moyen ne peut, à l'état brut ou à l'état élaboré, franchir l'isthme du proventricule, la sécrétion de la membrane péritrophique apparaît comme l'unique fonction des cellules épithéliales proventriculaires dont l'activité normale (sécrétion digestive et absorption) ne serait plus directement requise et qui, d'ailleurs, se distinguent des cellules banales par certains caractères histologiques particuliers (forme cubique, densité du cytoplasme, intense hématéiphilie).

Nous avons observé et décrit pour la première fois à ce niveau des cellules épithéliales à brosses courtes, étagées, nombreuses — particulièrement nettes dans le massif proventriculaire interne de *Forficula* (Dermaptères) — et qui sont l'indice d'une série de sécrétions à courte période dont le produit plus ou moins visqueux, moins abondant toutefois que dans le cas d'*Apis mellifica*, ne possède manifestement plus la moindre propriété digestive.

Nous avons essayé d'établir un classement rationnel des différents proventricules étudiés dans ce travail; il ressort de cette étude d'anatomie comparée que les cellules de la paroi mésodéale de l'organe peuvent donner naissance à l'enveloppe péritrophique suivant des rythmes très variés. De même que les proventricules sont plus ou moins définis à leur partie postérieure par une constriction plus ou moins prononcée, de même on rencontre dans leur chambre périvalvulaire depuis les membranes en rapport avec la bordure, comme dans le cas des péritrophiques de délamination, jusqu'aux membranes qui résultent de l'amincissement d'une coulée comme dans le cas des larves d'Abeille (*Drosophila*).

D'un autre côté, la paroi proventriculaire peut se composer

d'un foyer de production unique ou bien être découpée en foyers distincts. Nous avons remarqué que, dans le premier cas, les membranes produites sont toutes identiques; dans le second, elles sont d'aspect différent. De plus, les membranes issues successivement d'un même foyer ont une tendance à se souder après superposition. Les autres conservent leur indépendance. (1).

Quel que soit le processus *d'élaboration* de la substance de la membrane péritrophique, cette substance se trouve sécrétée au contact direct du repli stomodéal (intima réfléchie), qui la fixe immédiatement par adhérence. Ainsi, le repli stomodéal assure la *réalisation* (moulage) du tube péritrophique et lui impose en même temps son calibre. Ce tube, après complète solidification, glisse peu à peu le long de l'intima et n'abandonne la valvule que pour se libérer dans la lumière du mésenteron. Sa progression est due à la fois aux contractions du repli stomodéal, aux mouvements péristaltiques de l'intestin moyen et aussi de l'intestin postérieur, enfin, chez les larves particulièrement, aux contorsions mêmes de l'animal. Les épaississements chitineux annulaires à arêtes plus ou moins vives qui, dans certains cas, encerclent le repli stomodéal, ont pour effet de retenir la membrane, de régler sa tension, par suite son débit et ,en fin de compte, son épaisseur. Quant aux ornements variés qui peuvent garnir l'intima réfléchie, il faut se borner à enregistrer leur présence.

Nous avons reconnu que la réalisation du tube péritrophique ne nécessite, en dehors de ces moyens, le concours d'aucune compression ni d'aucun laminage.

En ce qui concerne les *sinus sanguins intravalvulaires,* leur rôle est simple, mais essentiel: leur turgescence nous apparaît comme l'antagoniste normal — et, de plus, le seul possible, — de la contraction musculaire du repli stomodéal, dont les pulsations se trouvent assurées par ce double effet.

Les Ephéméroptères (larves de *Cloeopsis, Ephemera*), les Isoptères (*Calotermes*) et, parmi les Hyménoptères, les *Bombus* nous ont montré des ébauches de proventricule. Chez les Dermaptères et chez *Pieris brassicae* (Lépidoptères) nous rencon-

(1) Pour le classement des différents types de proventricules, nous renvoyons à notre tableau synoptique page 298, qu'il n'est pas possible de condenser davantage.

trons un proventricule de structure assez particulière; ce sont presque exclusivement les Diptères (Orthorrhaphes à l'état larvaire, Cyclorrhaphes) qui nous ont fourni les types spécialisés. Nous avons fait connaître que, chez les types très évolués (Drosophiles, Muscides), il existe normalement *deux foyers* proventriculaires de production et, corrélativement, *deux péritrophiques normales* issues respectivement de l'un et de l'autre de ces foyers.

Destinée de l'enveloppe péritrophique. — Quelle que soit son origine, l'enveloppe péritrophique est en voie de perpétuelle rénovation; le processus de délamination neutralise la disparition par usure ou par arrachement des membranes les plus internes, tandis que le processus de sécrétion antérieure vient compenser l'ablation terminale du tube tout entier.

La péritrophique peut être évacuée par fragments; mais, nous avons mis en lumière avec précision deux cas typiques observés chez deux larves aquatiques : 1° Chez la nymphe d'*Aeschna* (Odonates) des *sacs* formés chacun de *plusieurs membranes de délamination* sont intégralement et périodiquement évacués par l'anus; 2° Chez la larve d'*Eristalis* (Diptères), au contraire, le *tube péritrophique d'origine proventriculaire* est évacué d'une manière continue, à une vitesse de l'ordre du millimètre/heure. Ainsi se trouve en quelque sorte mesuré le pouvoir émissif d'un proventricule.

Ces deux observations nous permettent, de plus, d'affirmer que la production de la péritrophique a lieu même en l'absence de toute alimentation. Le proventricule, en particulier, qui sécrète déjà la membrane avant que l'embryon, dans l'intérieur de l'œuf, ait pris la moindre nourriture, continue de produire un tube péritrophique indépendamment du rythme des sécrétions du reste de l'intestin moyen. Ainsi la cellule proventriculaire, affranchie des fonctions complexes qui caractérisent la cellule épithéliale banale, devient *cellule-mère de la péritrophique* et sécrète d'une manière ininterrompue, en l'absence de stimulus d'origine alimentaire, et même certainement de tout stimulus d'ordre mécanique ou chimique.

Caractères de la péritrophique proventriculaire. — La péritrophique qui émane du proventricule est d'ordinaire une membrane

anhiste, incolore, translucide, complètement dépourvue d'ornements; son épaisseur varie d'un type à l'autre; elle peut être simple (larve d'*Eristalis,* de *Chironomus*) ou au contraire composée (larve d'*Ecculex*) et alors facilement dissociable en ses feuillets élémentaires.

Elle a l'aspect chitineux; mais il est impossible jusqu'à présent d'apporter la preuve formelle qu'elle soit réellement composée de chitine. Nous avons cependant établi que chez les Insectes les différentes péritrophiques ne se comportent pas de la même manière en présence des acides forts (SO^4H^2 pur à 66° Bé): les membranes grossières dues à la délamination se dissolvent instantanément et sans résidu, tandis que les péritrophiques proventriculaires minces persistent à froid souvent même à chaud. Peut-être ces variations se rapportent-elles à des degrés différents de polymérisation d'une même substance ?

On peut poser *a priori* que la membrane est perméable dans les deux sens; nous avons amorcé la démonstration expérimentale de cette propriété physiologique et nous comptons la poursuivre.

Signification du tube péritrophique. — Pour quelles raisons la péritrophique fait-elle défaut dans certains groupes et même dans l'Ordre important entier des Hémiptères ? Aucune des explications données jusqu'alors n'est pleinement satisfaisante. Mais on doit admettre que, dans certains cas tout ou moins, sa présence n'est pas indispensable.

Il semble bien cependant, d'une manière générale, que toutes les fois que l'enveloppe péritrophique n'est pas décelable, c'est qu'il n'existe aucun substratum convenable à sa réalisation. Nous mettons à part toute la catégorie des Insectes proventriculés puisque, dans ce cas, le tube se trouve réalisé dans un organe différencié *en dehors du champ de la digestion.* Mais dans les cas de délamination les plus primitifs, qui consistent en une simple desquamation, on conçoit que des fragments membraneux — on peut en observer de très minces même chez les Hémiptères — ne sauraient s'associer en une gaîne continue qu'à la faveur d'un substratum solide. Ainsi s'expliquerait l'absence de toute enveloppe chez les Insectes dont l'alimentation est liquide et qui sont, en même temps, dépourvus d'organe proventriculaire.

Mais, lorsqu'un tube péritrophique étanche a été réalisé qui divise l'intestin moyen en deux compartiments concentriques (espaces péritrophique et trophique), il est évident que ce tube doit intervenir dans le mécanisme de la digestion et l'on se trouve amené à rechercher quelle peut être la nature des avantages qui résultent de sa présence.

Indiscutablement l'enveloppe péritrophique, continue ou non, soustrait dans une certaine mesure les cellules épithéliales sous-jacentes au contact direct des aliments. Sans nul doute, chez la nymphe d'*Aeschna*, cette préservation s'étend-elle également aux branchies trachéennes du rectum. On sait d'ailleurs que, chez la plupart des animaux, l'épithélium intestinal est protégé soit par une membrane soit par quelque sécrétion muqueuse.

La perméabilité de la péritrophique est évidente *a priori:* cette membrane joue obligatoirement le rôle d'un dialyseur soumis aux conditions élémentaires qui régissent les échanges à travers les membranes : nature de la membrane, qualités des liquides en présence et leur renouvellement. Si l'on admet que l'imprégnation des aliments doit avoir lieu dans l'espace trophique, la membrane doit être traversée par deux courants de sens contraire, que ce soit alternativement dans une même région ou bien simultanément en deux régions différentes.

De plus, grâce au tube péritrophique la progression de l'aliment se trouve retardée ; l'aliment demeure plus longtemps en présence des sucs digestifs, circonstance avantageuse pour *compenser* la réduction relative de l'intestin moyen. D'autre part, les sucs digestifs déversés dans l'espace péritrophique se répandent autour de la membrane où ils possèdent une pression uniforme; ainsi les alternances de phases de la sécrétion intestinale se trouvent pour ainsi dire « redressées » et le phénomène de la digestion proprement dit, n'étant plus directement lié à ces phases, devient continu.

Il est remarquable que la présence d'un tube des plus perfectionnés, conséquence d'une spécialisation maxima du proventricule, soit l'apanage des Insectes que Shinoda range dans son type Diptère et dont l'épithélium intestinal, d'une monotone uniformité, possède une structure plus primitive que celui des types Orthoptère et Lépidoptère. S'il s'agit là, comme le pense

Shinoda, d'une « secondary reduction », on peut admettre que le tube péritrophique se soit perfectionné corrélativement à cette régression et qu'il joue, à ce point de vue encore, un rôle *compensateur*.

En définitive, la production d'une enveloppe péritrophique chez les Insectes, (larves ou adultes), ne paraît pas dépendre de la nature du régime alimentaire, bien que, chez ceux qui sont dépourvus de proventricule, la consistance du bol alimentaire retentisse vraisemblablement sur la réalisation des sacs de délamination.

Dans ces conditions, la présence d'un tube péritrophique serait plutôt en rapport avec la *position systématique* de l'Insecte, déterminée elle-même par la morphologie externe de l'individu.

L'enveloppe péritrophique s. str. *est une production de la région antérieure de l'intestin moyen* (*proventricule*), *et son degré de perfectionnement est fonction de celui de cet organe. Le tube trophique délimite un espace péritrophique qui, au point de vue physiologique, apparaît comme une sorte d'intermédiaire entre le milieu intérieur de l'Insecte et le milieu extérieur.*

Dans les cas les plus évolués, l'enveloppe péritrophique se comporte, à tous les points de vue, comme un **régulateur par compensation.**

LISTE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

(I, *imago;* L, *larve*)

Aptérygotes

Ordre 1. — Thysanoures.		
Lepismidae	*Lepisma saccharina* L.	I.

Ptérygotes

Ordre 2. — Orthoptères.		
Blattidae	*Periplaneta orientalis* L.	I.
	Loboptera decipiens Germ.	I.
Mantidae	*Mantis religiosa* L.	I.
Phasmidae	*Dixippus* (*Carausius*) *morosus* Br.	I.
Locustidae	*Phasgonura* (*Locusta*) *viridissima* L.	I.
Gryllidae	*Gryllotalpa gryllotalpa* L.	I.
Ordre 5. — Dermaptères.		
Forficulidae	*Forficula auricularia* L.	I.
Ordre 6. — Plécoptères.		
Perlidae	*Perla* sp.	L.
Ordre 7. — Isoptères.		
Protermitidae	*Calotermes flavicollis* Fabr.	jeune
Mésotermitidae	*Reticulitermes lucifugus* Rossi	jeune
Ordre 8. — Embioptères	*Monotylota Ramburi* Rk.	I.
Ordre 11. — Ephéméroptères ..	*Cloeopsis* sp.	L.
	Ephemera sp.	L.

Ordre 12. — Odonates.		
Aeschnidae	*Aeschna* sp.	L. et I.
	Libellula depressa L.	L. et I.
	Calopteryx virgo L.	I.
Ordre 13. — Thysanoptères	*Thrips* sp.	I.
Ordre 14. — Hémiptères.		
Pentatomidae	*Pentatoma* sp.	I.
Reduviidae	*Reduvius personatus* L.	I.
Hydrometridae	*Gerris lacustris* L.	I.
Notonectidae	*Notonecta glauca* L.	I.
Nepidae	*Nepa cinerea* L.	I.
Ordre 15. — Neuroptères.		
Sialidae	*Sialis lutaria* L.	I.
Ordre 16. — Mécoptères.		
Panorpidae	*Panorpa communis* L.	I.
Ordre 17. — Trichoptères	*Phryganea obsoleta* Hagen	L.
	Stenophylax latipennis Curt.	L.
Ordre 18. — Lépidoptères.		
Bombycidae	*Bombyx* (*Sericaria*) *mori* L.	L. et I.
Cossidae	*Cossus cossus* L.	L.
Pieridae	*Pieris brassicae* L.	I.
Sesiidae	*Trochilium apiforme* Cl.	I.
Ordre 19. — Coléoptères		
Cicindelidae	*Cicindela campestris* L.	I.
Carabidae	*Carabus auratus* L.	I.
	Carabus catenulatus Fabr.	I.
	Carabus auronitens, var *igni-fer* Haury	I.
	Calosoma inquisitor Fabr.	I.
Dytiscidae	*Dytiscus* sp.	I.
	Cybister sp.	I.
Dermestidae	*Attagenus pellio* L.	I.
Hydrophilidae	*Hydrophilus piceus* L.	I.

Cantharidae	*Phausis splendidula* L.	I.
Tenebrionidae	*Blaps mortisaga* L.	I.
Scolytidae	*Eccoptogaster scolytus* Fabr.	L.
Scarabaeidae	*Melolontha vulgaris* Fabr.	L. et I.
	Melolontha hippocastani Fabr.	L. et I.

Ordre 21. — Hyménoptères.

Braconides	*Apanteles glomeratus* L.	L.
Ichneumonidae	*Ophion luteus* L.	I.
Vespidae	*Vespa germanica* L.	L. et I.
Anthophoridae	*Anthophora* sp.	I.
	Chalicodoma muraria Fabr.	I.
Bombidae	*Bombus lapidarius* L.	I.
	Bombus terrestris L.	I.
Apidae	*Apis mellifica* L.	L. et I.

Ordre 22. — Diptères. Orthorrhaphes Nématocères.

Tipulidae.

Tipulinae	*Tipula* sp.	L. et I.
Limnobiidae	*Pedicia rivosa* L.	L.
	Dicranota sp.	L.
Cylindrotomidae	*Phalacrocera* sp.	L.
Ptychopteridae	*Ptychoptera* sp.	L.
Psychodidae	*Pericoma* sp.	L.
Culicidae	*Aëdes* (*Ecculex*) *vexans* Meig.	L. et I.
	Chaoborus crystallinus d.G.	L.

Chironomidae.

Chironominae	*Chironomus plumosus* L.	L.
Tanypodidae	*Tanypus* sp.	L.
Ceratopogonidae	Sp.	L.
Dixidae	*Dixa* sp.	L.
Mycetophilidae	*Platyura marginata* Meig.	L.
Blepharoceridae	*Liponeura* sp.	L.
Orphnephilidae	*Orphnephila* sp.	L.
Simuliidae	*Simulium ornatum* Meig.	L.
Rhyphidae	*Rhyphus* sp.	I.
Bibionidae	*Bibio* sp.	I.

Orthorrhaphes Brachycères.		
Tabanidae	*Tabanus bovinus* H.Löw.	I.
Cyclorrhaphes.		
Syrphidae	*Eristalis tenax* L.	L. et I.
	Syrphus sp.	I.
	Volucella sp.	I.
	Microdon sp.	L.
Drosophilidae	*Drosophila confusa* Staeger (= *D.Busckii* Coquilett 1901)	L. et I.
	Drosophila immigrans Sturt. (= *D.cilifemur* Villen.)	L. et I.
Cordyluridae	*Scatophaga stercorata* L.	I.
Muscidae	*Musca domestica* L.	I.
	Musca corvina Fabr.	I.
	Calliphora erythrocephala Meig.	L. et I.
	Stomoxys calcitrans L.	I.
Tachinidae	(Larve indéterminée parasite de *Forficula*)	
	Panzeria (*Olivieria*) *lateralis* Fabr.	I.
	Sarcophaga sp.	I.
Ordre 23. — Aphaniptères.....	*Ctenocephalus canis* Dugès.	L.

BIBLIOGRAPHIE

Nous avons classé par ordre alphabétique, et par ordre chronologique pour chaque auteur, tous les ouvrages dont la connaissance nous a été utile au cours de nos recherches. Les mémoires marqués d'un astérisque sont ceux que nous n'avons pas reussi à nous procurer ; tous les autres ont été lus et analysés avec soin ; néanmoins, nous sommes persuadé que notre Bibliographie des péritrophiques n'est pas sans lacunes.

1926. Abbott (R.-L.). — Contributions to the physiology of digestion in the Australian Roach, *Periplaneta australasiae* Fab. *J. exp. Zool.*, XLIV, 219-250, 2 pl.

1903. Abonyi. — A házi mén (*Apis mellifica* L.) belcsövének alak-és élettani leirása. (Description morphologique et physiologique du tube digestif de l'Abeille). *Allatt. Kozl. Magyar. Tars.*, II, 137-168, 4 pl.
(Analyse de Gorka dans : *Zool. Centrlbl.*, XI, 324-327, 1 fig., 1904.)

1890. Adlerz (G.). — Om digestionssekretionen jeinte nägra dermed sammanhaengande fenomen hos Insekter och Myriopoder. *Bihang till K. svenska Vet. Akad.*, XVI, Afd. 4, N° 2, 51 p., 5 pl.

1896. Amann (J.). — Konservierungsflüssigkeiten und Einschlussmedien für Moose, Chloro- und Cyanophycen. *Zeitschr. wiss. Mikr.*, XIII, p. 18.

1899. — Neue Beobachtungsmedien. *Ibid.*, XVI, p. 38.

1881. Amans (P.). — Recherches anatomiques et physiologiques sur la larve de l'*Aeschna grandis*. *Rev. Sc. nat. Montpellier* (3), I, 63-74, 1 pl.

1912. Andries (Maria). — Zur Systematik, Biologie und Entwickelung von *Microdon* Meigen. *Zeitschr. wiss. Zool.*, CIII, 300-361, 23 fig., 3 pl.

1901. Anglas (J.). — Observations sur les métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille. *Bull. Sci. France Belgique*, XXXIV, 363-473, 8 fig., 1 tableau, 5 pl.

1928. Aubertot (M.). — Drosophiles capturés à Strasbourg ; leurs parasites. *Bull. Assoc. Philom. Alsace et Lorraine,* VII, 233-238, 1 fig.

1932, a. — Origine proventriculaire et évacuation continue de la membrane péritrophique chez les larves d'*Eristalis tenax*. *C. R. Soc. Biol.,* CXI, 743-745, 1 fig.

1932, b. — Les sacs péritrophiques des larves d'*Aeschna* (Odonates Anisoptères) ; leur évacuation périodique. *Ibid.,* CXI, 746-748, 1 fig.

1932, c. — Sur le proventricule des larves des Diptères Némocères ; origine du tube péritrophique et rôle des sinus valvulaires. *Ibid.,* CXI, 1005-1007, 1 fig.

1890. Balbiani (E.-G.). — Etudes anatomiques et histologiques sur le tube digestif des *Cryptops*. *Arch. Zool. exp.,* (2), VIII, 1-82, 6 pl.

1890. Barrois (Th.). — Le stylet cristallin des Lamellibranches. *Rev. biol. Nord France,* 1re année, N° 4, 72 p., 3 fig., 3 pl.

1859. Basch (S.). — Untersuchungen ueber das chylopoetische und uropoetische System der *Blatta orientalis*. *SB. Ak. Wien,* XXXIII, 234-260, 5 pl.

1879. Batelli (Andrea). — Contribuzione all'Anatomia ed alla Fisiologia della larva dell'*Eristalis tenax*. *Bull. Soc. ent. ital.,* 11e année, 77-120, 5 pl.

1909. Beauchamp (P. de). — Recherches sur les Rotifères : les formations tégumentaires et l'appareil digestif. *Th. Sci. Paris,* et *Arch. Zool. exp.,* (4), X, 410 p., 60 fig., 9 pl.

1884. Beauregard (H.). — Structure de l'appareil digestif des Insectes de la tribu des Vésicants. *C. R. Ac. Sci.,* XCIX, p. 1083.

1910. Bedau (K.). — Das Facettenauge der Wasserwanzen. *Zeitschr. wiss. Zool.,* XCVII, 417-456, 5 fig., 2 pl.

1900. Berlese (A.). — Intorno alle modificazioni di alcuni tessuti durante la ninfosi della *Calliphora erythrocephala*. *Bull. Soc. ent. ital.,* XXXII.*

1909. — Gli Insetti, loro organizzazione, sviluppo, abitudini e rapporti coll'uomo. I. Embriologia e Morfologia. 1 vol., 1004 p., 1292 fig. Milano.

1898. Biedermann (W.). — Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. I. Die Verdauung der Larve von *Tenebrio molitor*. *Arch. ges. Physiol.,* LXXII, 105-162, 2 pl.

1910. — Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. *Handb. d. vergl. Physiol.,* II, p. 772.

1893. Bizzozero (G.). — Ueber die Schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehung ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. (Dritte Mitth.). *Arch. mikr. Anat.*, XLII, 82-152, 4 pl.

1923. Bodenheimer (F.). — Beiträge zur Kenntnis der Kohlschnake (*Tipula oleracea* L.). Zur Anatomie und Oekologie der Imago. *Zeitschr. wiss. Zool.*, CXXI, 393-441, 25 fig.

1930, a. Boissezon (P. de). — Sur l'histologie et l'histophysiologie de l'intestin de la larve de *Culex pipiens* L. *C. R. Soc. Biol.*, CIII, 567-568.

1930, b. — Sur l'histologie et l'histophysiologie de l'intestin de *Culex pipiens* L. et en particulier sur la digestion du sang. *Ibid.*, 568-570.

1930, c. — Contribution à l'étude de la biologie et de l'histophysiologie de *Culex pipiens* L. *Arch. Zool. exp.*, LXX, 281-431, 17 fig., 4 pl.

1894. Bordas (L.). — Anatomie du tube digestif des Hyménoptères. *C. R. Ac. Sci.*, CXVIII, p. 1423.

1895. — Anatomie de l'appareil digestif des Orthoptères de la famille des Forficulidae. *Ibid.*, CXXI, p. 655.

1897. — Anatomie de l'appareil digestif des Acridiens formant la tribu des Pamphaginae (*Pamphagus elephas* Stäl). *Zool. Anz.*, XX, 57-59, 1 fig.

1898. — L'appareil digestif des Orthoptères (Etudes morphologiques, histologiques et physiologiques de cet organe et son importance pour la classification des Orthoptères). *Ann. Sci. nat. Zool.*, (8), V, 1-208, 12 pl.

1900. — Etude sur l'appareil digestif du *Brachytrypes achatinus* Stoll. *C. R. Ac. Sci.*, CXXXI, p. 66.

1901. — Morphologie de l'appareil digestif des Dytiscides. *Ibid.*, CXXXII, p. 1580.

1905, a. — Morphologie générale et étude anatomique de la larve d'*Io Irene*, chenille sericigène de la Guyane française. *Ann. Inst. col. Marseille*, 13e année, III, 267-380, 38 fig.

1905, b. — Der Kropf und Kaumagen einiger Vespidae. *Zeitschr. wiss. Insbiol.*, I, 325-329, 361-371, 415-418, 12 fig.

1911. — L'appareil digestif et les tubes de Malpighi des larves des Lépidoptères. *Ann. Sci. nat. Zool.*, XIV, 191-273, 32 fig., 3 pl.

1919. Bounoure (L.). — Aliments, Chitine et Tube digestif chez les Coléoptères. *Th. Sci. Paris*, 294 p., 46 fig.

1904. Brasil (L.). — Contribution à la connaissance de l'appareil digestif des Annélides Polychètes. L'épithélium intestinal de la Pectinaire. *Arch. Zool. exp.*, (4), II, 91-255, 24 fig., 5 pl.

1853. Brauer (Fr.). — Lebensweise des *Bittacus tipularius*. *Verh. z. b. Ver. Wien*, III, p. 151.
1855. — Beiträge zur Kenntniss des inneren Baues und der Verwandlung der Neuropteren. *Ibid.*, V, 701-726, 6 pl.
1912. Braun (M.). — Das Mitteldarmepithel der Insektenlarven während der Häutung. *Zeitschr. wiss. Zool.*, CIII, 115-169, 2 pl.
1913. Brocher (F.). — L'aquarium de Chambre. 1 vol. 451 p., 186 fig., Lausanne.
1922. Brumpt (E.). — Précis de Parasitologie. 4e Ed., 1452 p., Paris.
1912. Bugnion (E.) et Popoff (N.). — Anatomie de la reine et du roi Termite (*Termes Redemanni, obscuriceps et Horni*). *Mém. Soc. Zool. France*, XXV, 210-232, 4 fig., 2 pl.
1913. Bugnion (E.). — *Termitoxenia*, étude anatomo-histologique. *Ann. Soc. ent. Belgique*, LVII, 23-44, 3 pl.
1924. Butschli (O.). — Vorlesungen über vergleichende Anatomie. 4. Lief., 380 p., 274 fig., Berlin.
1929. Campbell (F.-L.). — The Detection and Estimation of insect Chitin ; and the irrelation of « chitinization » to hardness and pigmentation of the Cuticula of the american Cockroach *Periplaneta americana* L. *Ann. ent. Soc. America*, XXII, 401-426.
1908. Cerfontaine (P.). — Observations sur la larve d'un Diptère du genre *Microdon*. *Arch. Biol.*, XXIII, 367-410, 5 fig., 2 pl.
1906, a. Chatton (E.). — Sur la biologie, la spécification et la position systématique des *Amoebidium*. *Arch. Zool. exp.*, (4), V, N. et R., XVII-XXXI, 8 fig.
1906, b. — Sur la morphologie et l'évolution de l'*Amoebidium recticola*, nouvelle espèce commensale des Daphnies. *Ibid.*, (4), V, N. et R., XXXIII-XXXVIII, 4 fig.
1909. Chatton (E.) et Roubaud (E.). — Sur un *Amoebidium* du rectum des larves de Simulies (*Simulium argyreatum* Meig. et *S. fasciatum* Meig.). *C. R. Soc. Biol.*, LXVI, 701-702.
1910. Chatton (E.). — Le kyste de Gilruth dans la muqueuse stomacale des Ovidés. *Arch. Zool. exp.*, (5), V, N. et R., CXIV-CXXIV, 7 fig.
1912. Chatton (E.), Léger (A.) et Léger (M.). — Trypanosomides et membrane péritrophique chez les Drosophiles. Culture et Evolution. *C. R. Soc. Biol.*, LXXII, 453-456, 1 fig.
1912. Chatton (E.) et Léger (M.). — Du déterminisme des infections endotrophiques et péritrophiques des Drosophiles par leurs Trypanosomides. Infections larvaires et imaginales. *Ibid.*, LXXII, 550-552.
1912. Chatton (E.). — *Leptomonas* de deux Borborinae (Muscides). Evolution de *L. Legerorum* n. sp., *Ibid.*, LXXIII, 286-289, 1 fig.

1919. — Les Péridiniens parasites. Morphologie, Reproduction, Ethologie. *Th. Sci. Paris* et *Arch. Zool. exp.*, LIX, 1-475, 161 fig., 18 pl.

1920. — Les membranes péritrophiques des Drosophiles (Diptères) et des Daphnies (Cladocères) ; leur genèse et leur rôle à l'égard des parasites intestinaux. *Bull. Soc. zool. France,* XLV, 265-280, 5 fig.

1924. Chatton (E.) et Aubertot (M.). — Sur les phases et les voies d'extension des infections à *Leptomonas* intestinaux des Drosophiles. La non-spécificité parasitaire du *Leptomonas Drosophilae*. *C. R. Soc. Biol.,* XCI, 283-286, 2 tableaux.

1925. Chatton (E.). — *Pansporella perplexa*. *Ann. Sci. nat. Zool.,* VIII, 5-84, 7 fig., 1 pl.

1932. — A propos du rôle de la membrane péritrophique des Glossines dans l'évolution du Trypanosome du Crocodile, *T. Grayi* (*T. Kochi*). *Bull. Soc. Pathol. exot.,* XXV, N° 6, 575-577.

1901. Christophers (S.-R.). — The Anatomy and Histology of the Adult Female Mosquito. *Rep. Malaria Committee, Roy. Soc.,* (4), 20 p., 6 pl.

1895, a. Cuénot (L.). — Etudes physiologiques sur les Crustacés Décapodes. *Arch. Biol.,* XIII, 245-303, 3 pl.

1895, b. — Etudes physiologiques sur les Orthoptères. *Ibid.,* XIV, 293-341, 2 pl.

1900. — (Analyse du Mémoire de Voinov sur la Physiologie de l'appareil digestif et le tissu adipeux des larves d'Odonates, in *Année Biol.,* IV, p. 340.)

1851-54. Darwin (Ch.). — A Monograph on the sub-class Cirripedia. The Lepadidæ or pedunculated Cirr., 400 p., 10 pl., 1851. The Balanidae or sessile Cirr., 684 p., 30 pl., 1854.

1912. Davidson. — The Structure and Biology of *Schizoneura lanigera* Hausmann, or woolly *Aphis* of the Apple Tree. *Quart. J. Micr. Sci.,* new Ser., LVIII, 653-701, 4 fig., 5 pl.

1904. Deegener (P.). — Die Entwickelung des Darmcanals der Insecten während der Metamorphose. *Zool. Jahrb. Anat.,* XX, 499-676, 2 fig., 11 pl.

1909. — Beiträge zur Kenntnis der Darmsekretion. I. Teil, *Deilephila euphorbiae* L. *Arch. Naturg.,* LXXV, 71-110, 1 pl.

1910. — Beiträge zur Kenntnis des Darmsekretion. II. Teil, *Macrodytes* (*Dytiscus*) *circumcinctus* Ahr. *Arch. Naturg.,* LXXVI, 27-43.

1913. — Der Darmtraktus und seine Anhänge. *Handb. Entom.* 2. Lief., p. 234 et suiv., Jena.

1905. Dell (J.-A.). — The structure and life history of *Psychoda sexpunctata* Curtis. *Trans. ent. Soc. London,* 293-311, 14 fig.
1910. Drenkelfort (H.). — Neue Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie von *Siphlurus lacustris* Eaton. *Zool. Jahrb. Anat.,* XXIX, 527-617, 2 pl.
1894. Dreyfus (L.). — Zu Krassilstschik's Mittheilungen über «die vergl. Anatomie und Systematik der Phytophthires» etc. *Zool. Anz.,* XVII, 205-208; 221-235, 1 pl.; 237-243, 1 pl.
1818. Dutrochet (R.-J.-H.). — Mémoire sur les métamorphoses du canal alimentaire chez les Insectes. *J. Phys. Chim. Hist. nat.,* LXXXVI.*
1929. Eastham (L.-E.-S.). — The post-embryonic development of *Phaenoserphus viator* Hal. (Proctotrypoidea), a parasite of the Larva of *Pterostichus niger* (Carabidae), with Notes on the Anatomy of the Larva. *Parasitology,* XXI, 1-20, 1 fig., 3 pl.
1892. Eberli (J.). — Untersuchungen am Verdauungstraktus von *Gryllotalpa vulgaris. Vierteljahrschr. Ges. Zurich,* XXXVII, 167-212, 10 fig.
1903. Ehrlich (P.). — Article Chitin, in Encyclopaedie d. mikr. Technik, I.
1922. Eidmann (H.). — Die Durchlässigkeit des Chitins bei osmotischen Vorgängen. *Biol. Zentrlbl.,* XLII, 429-435, 1 fig.
1924. — Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Kaumagens von *Periplaneta orientalis* L. *Zeitschr. wiss. Zool.,* CXXII, 281-307, 10 fig.
1924. Engel (E.-O.). — Das Rectum der Dipteren in morphologischer und histologischer Hinsicht. *Zeitschr. wiss. Zool.,* CXXII, 503-533, 16 fig.
1925. Evenius (J. et Chr.). — Kryptenzellen und Epithelregeneration im Mitteldarm der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). *Zool. Anz.,* LXII, 250-256, 2 fig.
1925. Evenius (J.). — Die Entwickelung des Zwischendarmes der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). *Zool. Anz.,* LXIII, 49-64, 7 fig.
1913. Eysell (A.). — Die Stechmücken. *Handb. Tropenkrankh.* II, 97-182.
1926. Falleroni (D.). — Note sulla Biologia dell'*Anopheles maculipennis. Riv. Malariologia,* anno 5, 353-380.
1912. Feytaud (J.). — Contribution à l'étude du Termite lucifuge. *Th. Sci. Paris* et *Arch. Anat. micr.,* XIII, 481-607, 34 fig., 3 pl.
1921. Forel (A.). — Le monde social des Fourmis du Globe comparé à celui de l'homme. I. Genèse, formes, anatomie, classification..., 192 p., 30 fig., 3 pl., Genève.
1886. Frenzel (J.). — Einiges über den Mitteldarm der Insecten sowie über Epithelregeneration. *Arch. mikr. Anat.,* XXVI, 229-306, 28 fig., 3 pl.

1923. Frew (J.-G.-H.). — On the Larval Anatomy of the Gout-Fly of Barley (*Chlorops taeniopus* Meig.) and two Related Acalyptrate Muscids, with Notes on their Winter Host-Plants. *P. Zool. Soc. London,* Part IV, 783-821, 23 fig.

1889. Fritze (A.). — Ueber den Darmkanal der Ephemeriden. *Ber Ges. Freiburg,* IV, 59-83, 2 pl.

1872-74. Furlonge (W.-H.). — On the internal Structure of the *Pulex irritans. J. Quekett Club,* III, 12-25.

1878. Gamroth (A.). — Beitrag zur Kenntniss der Naturgeschichte der Caprellen. *Zeitschr. wiss. Zool.,* XXXI, 101-126, 3 pl.

1876. Ganin (M.). — Materialen zur Kenntniss der postembryonalen Entwickelung der Insekten. Warschau.* (cité par Rengel, 1903).

1890. Gehuchten (A. van). — Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la *Ptychoptera contaminata. Cellule,* VI, 185-291, 6 pl.

1923. Genna (Maria). — Ricerche sulla nutrizione dell'*Anopheles claviger. Arch. zool. ital.,* X, 15-34, 1 pl.

1900. Giacomini (E.). — Contributo alle conoscenze sull'organizzazione interna e sullo sviluppo dell' *Eristalis tenax* L. *Gab. zool. anat. comp. Univ. Perugia.**
(Analyse de J.-C.-H. Meijere, in *Zool. Zentrlbl.,* XI, 90-91, 1904).

1884-85. Gibson-Carmichael (T.-D.). — Notes on the Anatomy of the Myriapoda. *P. R. Soc. Edinb.**

1910. Gilruth (J.-A.). — Notes on a protozoon parasite found in the mucous membrane of the abomasum of a sheep. *Bull. Soc. Pathol. exot.,* III, 297-299, 1 pl.

1869. Graber (V.). — Zur näheren Kenntniss des Proventriculus und der Appendices ventriculares bei den Gryllen und Laubheuschrecken. *SB. Ak. Wien,* LIX, I. Abth., Jänner-Heft, 19 p., 3 pl.

1872. — Anatomisch-physiologische Studien über *Phthirius inguinalis* Leach. *Zeitschr. wiss. Zool.,* XXII, 137-167, 1 pl.

1912. Grassi (B.). — Contributo alla conoscenza delle Fillosserine ed in particolare della Fillossera della vite. Roma.*

1897. Grassi (B.) et Sandias (A.). — The Constitution and Development of the Society of Termites : Observations on their Habits; with Appendages on the Parasitic Protozoa of Termitidae, and on the Embiidae. *Quart. J. micr. Sci.,* XL, 1-75, 5 pl. in vol. XXXIX.

1885. Grosse (Fr.). — Beiträge zur Kenntnis der Mallophagen. *Zeitschr. wiss. Zool.,* XLII, 530-558, 1 pl.

1849. Grube (E.). — Fehlt den Wespen- und Hornissenlarven ein After oder nicht? Abermalige Untersuchungen. *Arch. Anat., Physiol., u. wiss. Med.*, 47-74, 1 pl.

1907. Guyénot (E.). — L'appareil digestif et la digestion de quelques larves de mouches. *Bull. Sci. France Belgique*, XLI, 353-370, 7 fig.

1880. Haller (G.). — Beiträge zur Kenntniss der Laemodipodes filiformes. *Zeitschr. wiss. Zool.*, XXXIII, 350-422, 3 pl.

1912. Harms (B.). — Untersuchungen über die Larve von *Ctenocephalus canis* Curtis. *Arch. mikr. Anat.*, LXXX, 167-216, 13 fig., 1 pl.

1910. Haseman (L.). — The Structure and Metamorphosis of the alimentary Canal of the Larva of *Psychoda alternata* Say. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, III, 277-308, 5 pl.

1899. Hecht (F.). — Notes biologiques et histologiques sur la larve d'un Diptère (*Microdon mutabilis* L.). *Arch. Zool. exp.*, (3), VII, 363-382, 1 pl.

1922. Hegh (E.). — Les Termites (partie générale). 1 vol. 756 p. Bruxelles.

1929. — Les Tsé-tsés. I. Bruxelles.

1904. Henneguy (F.). — Les Insectes. Morphologie, Reproduction, Embryogénie. 1 vol. 804 p. Paris.

1900. Hennings (C.). — Die Mikrotom-Technik des Chitins. *Zeitschr. wiss. Mikr.*, XVII, 311-313.

1930. Henson (H.). — On the Development of the Mid-Gut in the Larval Stages of *Vanessa urticae* (Lepidoptera). *Quart. J. micr. Sci.*, LXXIII, 87-105, 1 fig., 1 pl.

1888. Héron-Royer. — Sur la présence d'une enveloppe adventice autour des fèces chez les Batraciens. *Bull. Soc. zool. France*, XIII, 55-57, 1 fig.

1908. Hewitt (C.-G.). — The Structure, Development, and Bionomics of the House-Fly, *Musca domestica* L. — II. The Breeding Habits, Development, and the Anatomy of the Larva. *Quart. J. micr. Sci.*, LII, 495-545, 4 pl.

1897. Heymons (R.). — Ueber die Organisation und Entwickelung von *Bacillus rossii* Fabr. *SB. Ak. Berlin*, I, 363-373, 1 fig.

1931, a. Hoarec (C.-A.). — The peritrophic membrane of *Glossina* and its bearing upon the Life-Cycle of *Trypanosoma Grayi*. *Tr. R. Soc. trop. Med.*, XXV, 57-64, 2 fig.

1931, b. — Studies on *Trypanosoma Grayi*. III. Life-Cycle in the Tsetse-Fly and in the Crocodile. *Parasitology*, XXIII, 449-484, 3 fig., 5 pl.

1907. Holmgren (N.). — Monographische Bearbeitung einer schalentragenden Mycetophilidenlarve (*Mycetophila ancyliformans* n. sp.). *Zeitschr. wiss. Zool.*, LXXXVIII, 1-77, 2 fig., 5 pl.

1931. Hosselet (C.). — Contribution à l'étude du chondriome chez les Insectes (Culicides et Phryganides). *Arch. Zool. exp.*, LXXII, 1-273, 161 fig., 1 pl.

1881. Imhof (O.-E.). — Beiträge zur Anatomie der *Perla maxima* Scopoli. *Inaug. Diss. Zurich*, 41 p., 8 fig.

1920. Imms (A.-D.). — On the Structure and Biology of *Archotermopsis*, together with Descriptions of new Species of Intestinal Protozoa, and general Observations on the Isoptera. *Phil. Trans.*, CCIX, 75-180, 12 fig., 7 pl.

1924. — A General Textbook of Entomology including the Anatomy, Physiology, Development and Classification of Insects. 1 vol. 698 p., London.

1926. James (H.-C.). — The Anatomy of a British Phytophagous Chalcidoid of the Genus *Harmolita* (*Isosoma*). *P. Zool. Soc. London*, 75-182, 68 fig.

1924. Jegen (G.). — Die protozoäre Parasitenfauna der Stechfliege *Stomoxys calcitrans*. Ein Beitrag zur Erforschung parasitischer Protozoen in den blutsaugenden Insekten. *Zool. Jahrb. Anat.*, XLVI, 389-472, 10 pl.

1888. Jordan (K.). — Anatomie und Biologie der Physapoda. *Zeitschr. wiss. Zool.*, XLVI, 541-620, 3 pl.

1876. Jousset de Bellesme. — Recherches sur les fonctions des glandes de l'appareil digestif des Insectes. *C. R. Ac. Sci.*, LXXXII, p. 97.

1897. Karawaiew (W.). — Vorläufige Mittheilung über die innere Metamorphose bei Ameisen. *Zool. Anz.*, XX, 415-422.

1898. — Die nachembryonale Entwickelung von *Lasius flavus*. *Zeitschr. wiss. Zool.*, LXIV, 385-478, 15 fig., 4 pl.

1899. — Ueber Anatomie und Metamorphose des Darmkanals der Larve von *Anobium paniceum*. *Biol. Centrlbl.*, XIX, pp. 122... 161... 196, 19 fig.

1912. Keilin (D.). — Recherches sur les Diptères du genre *Trichocera*. *Bull. Sci. France Belgique*, XLVI, 172-190, 4 pl.

1900. Kieffer (J.-J.). — Monographie des Cécidomyides d'Europe et d'Algérie. *Ann. Soc. ent. France*, LXIX, 181-472, 30 pl.

1913. Koch (A.). — Anatomische Untersuchungen an *Psychoda albipennis*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Psychodidae. *Inaug. Diss. Münster*, 54 p., 27 fig.

1924. Koennemann (R.). — Ueber den Darm einiger Limnobiidenlarven. *Zool. Jahrb. Anat.*, XLVI, 343-388, 1 pl.

1893. Kolbe (H.-J.). — Einführung in die Kenntniss der Insekten. 1 vol. Berlin.

1885. Korotneff (A.). — Die Embryologie der *Gryllotalpa*. *Zeitschr. wiss. Zool.*, XLI, 570-604, 3 pl.

1894. — Entwickelung des Mitteldarmes bei den Arthropoden. *Biol. Centrlbl.*, XIV, 433-434.

1884. Kowalewsky (A.). — Beiträge zur nachembryonalen Entwickelung der Musciden. *Zool. Anz.*, VIII. Jahrg., pp. 98, 123-153.

1887. — Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwickelung der Musciden. *Zeitschr. wiss. Zool.*, XLV, 542-594, 64 fig., 5 pl.

1869. Kramer (P.). — Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gattung *Philopterus* Nitzsch. *Zeitschr. wiss. Zool.*, XIX, 452-468, 1 pl.

1893. Krassilstschik (J.). — Zur vergleichenden Anatomie und Systematik der Phytophthires. *Zool. Anz.*, XVI, 85-92 et 97-102.

1910. Krueger (E.). — Beiträge zur Anatomie und Biologie des *Claviger testaceus* Preyssl. *Zeitschr. wiss. Zool.*, XC, 327-381, 33 fig., 2 pl.

1926. Krueger (F.). — Biologie und Morphologie einiger Syrphidenlarven. *Zeitschr. wiss. Biol. Morph.*, VI, 83-149, 27 fig.

1926-29. Kükenthal (W.) et Collaborateurs. — Handbuch der Zoologie. IV. Berlin et Leipzig.

1899. Kunkel d'Herculais (J.). — De la mue chez les Insectes considérée comme moyen de défense contre les parasites végétaux ou animaux. Rôles spéciaux de la mue trachéale et de la mue intestinale. *C. R. Ac. Sci.*, CXXVIII, p. 620.

1911. Lampe (M.). — Beiträge zur Anatomie und Histologie der Larve von *Sisyra fuscata* Fabr. *Inaug. Diss. Berlin*, 55 p.

1864. Landois (L.). — Untersuchungen über die auf dem Menschen schmarotzenden Pediculinen. I. Anatomie des *Phthirius inguinalis* Leach (*Pediculus inguinalis* Redi, *P. pubis* L.). *Zeitschr. wiss. Zool.*, XIV, 1-26, 5 pl.

1865. — *Ibid.* III. Anatomie des *Pediculus vestimenti* Nitzsch. *Ibid.*, XV, 32-55, 3 pl.

1921. Lang (A.) puis Hescheler (K.-G.). — Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere.

1921. Langeron (M.). — Précis de Microscopie, 3e éd. 916 p. Paris.

1900. Léger (L.) et Duboscq (O.). — Les Grégarines et l'épithélium intestinal. *C. R. Ac. Sci.*, CXXX, p. 1566.

1902. — Les Grégarines et l'épithélium intestinal chez les Trachéates. *Arch. parasit.*, VI, 377-473, 8 fig., 6 pl.

1847. Leidy (J.). — History and Anatomy of the Hemipterous Genus *Belostoma*. *P. Ac. Philadelphia*, I.*

1886. Lemoine (V.). — Sur l'appareil digestif du *Phylloxera*. *C. R. Ac. Sci.*, CII, p. 220.

1927. Lengerken (H. v.). — Coleoptera, IV, in *Biologie der Tiere Deutschlands*. 24. Lief., 245-246, fig. 124.

1847. Leuckart (R.) et Frey (H.). — Lehrbuch der Anatomie der wirbellosen Tiere. Leipzig.*

1929. Leuenberger (F.). — Les Abeilles ; anatomie et physiologie. 1 vol. 195 p., 104 fig. Paris.

1908. Leeuwen (D. van). — Beiträge zur Kenntnis der Metamorphosen, die microscopische Anatomie des Darmkanals und dessen Drüsen von *Isosoma graminicola* Giraud. *Tijdschr. Nederland Dierk. Ver.*, (2), XI, 1-35, 2 pl.

1851, a. Leydig (F.). — Anatomisches und Histologisches über die Larve von *Corethra plumicornis*. *Zeitschr. wiss. Zool.*, III, 435-451, 1 pl.

1851, b. — Ueber *Artemia salina* und *Branchipus stagnalis*. Beitrag zur anatomischen Kenntniss dieser Tiere. *Ibid.*, III, 280-307, 1 pl.

1886. List (J.-H.). — Beiträge zur Mikroskopischen Technik. II. Zur Verwendung der Javelle'schen Lauge (eau de Javelle). *Zeitschr. wiss. Mikr.*, III, p. 212.

1884. Locy (W.-A.). — Anatomy and Physiology of the Family Nepidae. *Th. Michigan* et *Amer. Natural.*, XVIII, 250-255, 353-367, 4 pl.

1914. Loele (K.). — Beiträge zur Kenntnis der Histologie und Funktion des Hymenopterendarmes. *Zeitschr. allg. Physiol.*, XVI, 1-36, 10 fig., 1 pl.

1921. Lozinski (P.). — Histologische Untersuchungen über den Darm der Myrmeleonidenlarve. *Bull. Ac. Cracovie*, 192-222.*

1893-95. Lowne (B.-Th.). — The Anatomy, Physiology, Morphology and Development of the Blow-Fly (*Calliphora erythrocephala*). 2 vol., London.

1873. Lubbock (J.). — Monograph of the Collembola and Thysanura. 1 vol. 276 p., 78 pl., London.

1907. Luebben (H.). — Ueber die innere Metamorphose der Trichopteren (Respirationssystem, Geschlechtsdrüsen und Darm). *Zool. Jahrb. Anat.*, XXIV, 71-128, 3 pl.

1762. Lyonet (P.). — Traité anatomique de la Chenille qui ronge le bois de saule, etc... II. Ed., Haag. La Haye.

1909. Mac Dunnough (J.). — Ueber den Bau des Darms und seiner Anhänge von *Chrysopa perla* L. *Arch. Naturg.* 75. Jahrg., I, 313-360, 5 pl.

1930. Mac Gregor (M.-E.). — The artificial feeding of Mosquitoes by a new Method which demonstrates certain functions of the Diverticula. *Tr. R. Soc. trop Med.*, XXIII, 329-331, 4 fig.

1905-06. Marchal (P.). — Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. II. Les Platygasters. *Arch. Zool. exp.*, (4), IV, 485-640, 13 fig., 8 pl.

1906. Marshall (W.-S.) u. Severin (H.-H.). — Ueber die Anatomie der Gespenstheuschrecke, *Diapheromera femorata* Say. *Arch. Biontol.*, I, 211-244, 6 pl.

1909. Martin (G.), Lebœuf et Roubaud (E.). — Rapport de la Mission d'Etudes de la Maladie du Sommeil au Congo français (1906-08). 1 vol. Paris.

1903. Martynoff (A.). — Ueber den Ursprung der peritrophen Hüllen bei den Larven der Trichopteren (en russe). (Analyse de N. v. Adelung, in *Zool. Centrlbl.*, XI, p. 316, 1904).

1892. Mayer (P.). — Zur Kenntnis von *Coccus cacti*. *Mt. Stat. Neapel*, X, 505-518, 1 pl.

1866. Mecznikoff (E.). — Embryologische Studien an Insecten. *Zeitschr. wiss. Zool.*, XVI, 389-500, 8 pl.

1927. Mercier (L.) et Poisson (R.). — Une Laboulbéniale, *Stigmatomyces Ephydrae* n. sp., parasite d'*Ephydra riparia* Fall. (Dipt. Ephydridae). *Bull. Soc. zool. France*, LII, 225-231, 3 fig.

1896. Metalnikoff (S.). — Sur l'absorption de sels de fer par le tube digestif de la Blatte (*Blatta orientalis*) (en russe). *Bull. Ac. St. Petersb.*, (5), IV, 495-497, 2 fig.

1910. Metzer (C.). — Die Verbindung zwischen Vorder- und Mitteldarm bei der Biene. *Zeitschr. wiss. Zool.*, XCVI, 539-571, 2 fig., 2 pl. (partie du Mémoire Zander: Studien über die Honigbiene (*Apis mellifica*).

1893. Miall (L.-C.). — *Dicranota;* a carnivorous Tipulid larva. *Tr. ent. Soc. London*, 235-253, 4 pl.

1896. — Natural history of aquatic Insects. 1 vol. 389 p., 116 fig., London.

1900. Miall (L.-C.) and Hammond (and Dorothy Phillips). — The Structure and Life-history of the Harlequin-fly (*Chironomus plumosus*). 1 vol. London.

1897. Miall (L.-C.) and Shelford (R.). — The Structure and Life-history of *Phalacrocera replicata*. With an Appendix on the Literature of the earlier stages of the *Cylindrotomina*, by Baron C.-R. Osten-Sacken. *Tr. ent. Soc. London*, 343-366, 4 pl.

1926. Millot (J.). — Contribution à l'histophysiologie des Aranéides. 1 vol. 238 p., 37 fig., 5 pl. (Suppl. au *Bull. Biol. France Belgique,* VIII).

1889, a. Mingazzini (P.). — Ricerche sul canale digerente delle larve dei Lamellicorni fitofagi. *Mt. Stat. Neapel,* IX, 1-112, 118 fig., 4 pl.

1889, b. — Ibid. (Insetti perfetti). *Ibid.,* 266-304, 44fig., 3 pl.

1913. Miyake (T.). — Studies on the Mecoptera of Japan. *J. Coll. Tokyo,* IV, 265-400, 6 fig., 10 pl.

1897. Moebusz (A.). — Ueber den Darmkanal der *Anthrenus*-Larve nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. *Arch. Naturg.,* 63. Jahrg. I, 89-128, 3 pl.

1930. Montalenti (G.). — L'origine e la funzione della membrana peritrofica dell'intestino degli Insetti. *Boll. ist. Zool. Roma,* VIII, 36-64.*
(Analyses de Weyer, in *Ber. wiss. Biol.,* XIX, p. 530 et de Tirelli, in *Année Biol.,* 1932, p. 622).

1853. Morawetz. — Quaedam ad anatomiam blatta germanica pertinentia. *Diss. Dorpat.**

1825. Muller (J.). — Ueber die Entwickelung der Eier im Eierstock bei den Gespenstheuschrecken. *N. Acta Ac. L.-C. Nat. cur.,* XII.*

1922. Müller (M.). — *Rhyphus* und *Mycetobia* mit besonderer Berücksichtigung des larvalen Darmes. *Arch. Naturg.,* 88. Jahrg., 2. Heft, 1-44, 36 fig.

1928. Myers (J.-G.). — The Morphology of the Cicadidae (Homoptera). *Pr. zool. Soc. London,* 365-472, 75 fig.

1899. Nazari (A.). — Ricerche sulla struttura del tubo digerente e sul processo digestivo del *Bombyx mori* allo stato larvale. *Ric. Labor. Anat. Roma,* VII, 75-84, 2 pl.*

1924. Nelson (J.-A.). — Morphology of the Honeybee Larva. *J. Agr. Res.,* XXVIII, 1167-1214, 8 pl.

1924. Newstead (R.). — Guide to the Study of Tsetse-flies (cité par Hegh).*

1862. Olfers (E. de). —Annotationes ad Anatomiam Podurarum. *Diss. Berolini,* 36 p.

1887. Oudemans (J.-T.). — Bijdrage tot de Kennis der Thysanura en Collembola. *Acad. Praefschift.* Amsterdam.*

1888. — Beiträge zur Kenntnis der Thysanura und Collembola. *Bijd. Dierk.** (Cités par Stuhlmann).

1898. Packard (A.). — A Textbook of Entomology. 1 vol. New-York.

1864. Pagenstecher (H.-A.). — Die ungeschlechtliche Vermehrung der Fliegenlarven. *Zeitschr. wiss. Zool.,* XIV, 400-417, 2 pl.

1898. Pantel (J.). — Le *Thrixion halidayanum* Rond. Essai monographique sur les caractères extérieurs, la Biologie et l'Anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires. *Cellule,* XV, 1-290, 6 pl.

1910. — Recherches sur les Diptères à larves entomobies. I. Caractères parasitiques aux points de vue biologique, éthologique et histologique. *Ibid.,* XXVI, 25-216, 26 fig., 5 pl.

1931. Parker (H.-L.). — *Macrocentrus gifuensis* Ashmead, a polyembryonic Braconid parasite in the european corn borer. *U. S. Dep. Agric. Washington. Techn. Bull.,* N° 230, 62 p., 21 fig., 1 pl.

1913. Patton (W.-S.) and Cragg (F.-W.). — A Textbook of medical Entomology. 1 vol. London.

1922. Pavlovsky (E.-N.) and Zarin (E.-J.). — On the Structure of the Alimentary Canal and its Ferments in the Bee (*Apis mellifera* L.). *Quart. J. micr. Sci.,* LXVI, 509-556, 3 graphiques, 3 pl.

1903. Pérez (Ch.). — Contribution à l'étude des Métamorphoses. *Bull. Sci. France Belgique,* (6), XXXVII, 195-426, 30 fig., 3 pl.

1910, a. — Observations sur l'histolyse et l'histogénèse dans la métamorphose des Vespides (*Polistes gallica* L.). *Mém. Ac. R. Belgique, Sci.,* (2), III, 101 p., 10 pl.

1910, b. — Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora erythrocephala* Mg.). *Arch. Zool. exp.,* (5), IV, 1-274, 162 fig., 16 pl.

1912. Petersen (H.). — Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. *Arch. ges. Physiol.,* CXLV, 121-151, 1 fig., 2 pl.

1899. Petrunkewitsch (A.). — Zur Physiologie der Verdauung bei *Periplaneta orientalis* und *Blatta germanica.* (vorl. Mitth.). *Zool. Anz.,* XXII, 137-140, 4 fig.

1900. — Die Verdauungsorgane von *Periplaneta orientalis* und *Blatta germanica. Zool. Jahrb. Anat.,* XIII, 170-190, 1 pl. à 16 fig.

1874. Plateau (F.). — Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Insectes. *Mém. Ac. R. Belgique,* XLI, 124 p., 3 pl. (Vol. de 1875).

1876. — Note sur les phénomènes de la digestion chez la Blatte américaine (*Periplaneta americana* L.). *C. R. Ac. Sci.,* LXXXIII, p. 545.

1878. — Recherches sur les phénomènes de la digestion et sur la structure de l'appareil digestif chez les Myriapodes de Belgique. *Mém. Ac. R. Belgique,* XLII.

1924. Poisson (R.). — Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques. *Th. Sci. Caen,* et *Bull. biol. France Belgique,* LVIII, 49-305, 35 fig., 13 pl.

1929. — Recherches sur quelques Eccrinides parasites de Crustacés Amphipodes et Isopodes. *Arch. Zool. exp.*, LXIX, 179-216, 23 fig.

1911. Portier (P.). — Recherches physiologiques sur les Insectes aquatiques. *Th. Sci. Paris*, et *Arch. Zool. exp.*, (5), VIII, 89-379, 68 fig., 4 pl.

1905. Prenant (A.). — Notes cytologiques. *Arch. Anat. micr.*, VII, 429-494, 4 pl.

1911. Prenant (A.) et Bouin (P.). — Traité d'Histologie, II, 1 vol. 1199 p., Paris.

1904. Prowazek (S.). — Die Entwickelung von *Herpetomonas*. (vorl. Mitt.). *Arb. k. Gesundheitsamte*, XX, 440-452, 7 fig.

1811. Ramdohr (K.-A.). — Abhandlung über die Verdauungswerkzeuge der Insecten. 1 vol., 30 fig., Halle.

1911. Ramme (W.). — Die Bedeutung des Proventriculus bei Coleopteren und Orthopteren. *Zool. Anz.*, XXXVIII, 333-336.

1913. — Die Bedeutung des Proventriculus bei Coleopteren und Orthopteren. *Zool. Jahrb. Anat.*, XXXV, 419-456, 1 fig., 2 pl.

1887. Raschke (E.-W.). — Die Larve von *Culex nemorosus*. Ein Beitrag zur Kenntniss der Insektem-Anatomie und Histologie. *Arch. Naturg.*, 53. Jahrg., I. 133-163, 2 pl.

1889. Rees (van). — Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*. *Zool. Jahrb. Anat.*, III. 1-134, 14 fig., 2 pl.

1896. Rengel (C.). — Ueber die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* während der Metamorphose. *Zeitschr. wiss. Zool.*, LXII, 1-60, 1 pl. à 11 fig. (paru en 1897).

1898. — Ueber die periodische Abstossung und Neubildung des gesammten Mitteldarmepithels bei *Hydrophilus, Hydrous* und *Hydrobius*. *Ibid.*, LXIII, 440-455, 1 pl.

1903. — Ueber den Zusammenhang von Mitteldarm und Enddarm bei den Larven der aculeaten Hymenopteren. *Ibid.*, LXXV, 221-232, 2 pl.

1913. Richardson (C.-H.). — Studies of the Habits and Development of a hymenopterous Parasite, *Spalangia muscidarum*. *J. Morph.*, XXIV (cité par Eastham).*

1897. Ris (F.). — Untersuchung über die Gestalt des Kaumagens bei den Libellen und ihren Larven. *Zool. Jahrb. Syst.*, IX, 596-624, 13 fig.

1919. Roch (O.). — Ueber die Larve von *Mycetobia pallipes*. *Arch. Naturg.*, 85. Jahrg., 277-298, 6 fig., 1 pl.

1919. Roubaud (E.). — Les particularités de la nutrition et la vie symbiotique chez les Mouches Tsétsés. *Ann. Inst. Pasteur Paris*, XXXIII, 489-537, 17 fig.

1907. Rubenthaler (G.). — Méthode générale de fixation ayant pour but de restreindre les artefacts. *Zeitschr. wiss. Mikr.*, XXIV, 133-138, et

1908. — Précis de Technique histologique et cytologique. 1 vol. 395 p., 47 fig., 12 pl. Paris.

1911, a. Rungius (H.). — Ueber die physiologische Bedeutung des Kaumagens von *Dytiscus marginalis* L. *Zool. Anz.*, XXXVIII, 442-446, 2 fig.

1911, b. — Der Darmkanal (der Imago und Larve) von *Dytiscus marginalis* L. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. *Zeitschr. wiss. Zool.*, LXXXXVIII, 179-287, 74 fig.

1908. Russ (E.-A.-L.). — Die postembryonale Entwickelung des Darmkanals bei den Trichopteren (*Anabolia laevis* Zett.). *Zool. Jahrb. Anat.*, XXV, 675-770, 4 pl. (45 fig.).

1895. Sadones (J.). — L'appareil digestif et respiratoire larvaire des Odonates. *Cellule*, XI, 273-317, 3 pl.

1909. Samson (K.). — Zur Anatomie und Biologie von *Ixodes ricinus* L. *Zeitschr. wiss. Zool.*, LXXXXIII, 185-236, 18 fig., 4 pl.

1924. Saunders (L.-G.). — On the Life-History and the Anatomy of the early Stages of *Forcipomyia* (Diptera, Nemat., Ceratopogoninae). *Parasitology*, XVI, 164-213, 26 fig., 3 pl.

1904. Schaudinn (Fr.). — Generations- und Wirtswechsel bei *Trypanosoma* und *Spirochaete* (vorl. Mitt.). *Arb. k. Gesundheitsamte*, XX, 387-439, 20 fig.

1862. Scheiber (S.-H.). — Vergleichende Anatomie und Physiologie der Oestriden-larven (zw. Teil). *SB. Ak. Wien*, XLV, I.

1883. Schiemenz (P.). — Ueber das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Biene nebst einem Anhange über das Riechorgan. *Zeitschr. wiss. Zool.*, XXXVIII, 71-135, 3 pl. (28 fig.).

1909. Schimmer (F.). — Beitrag zu einer Monographie der Grylodeengattung *Myrmecophila* Latr. *Zeitschr. wiss. Zool.*, XCXIII, 409-534, 26 fig., 3 pl.

1911. Schlueter (C.). — Beiträge zur Physiologie und Morphologie des Verdauungsapparates der Insekten. *Inaug. Diss. Leipzig*, et *Zeitschr. allg. Physiol.*, XIII, 155-200, 3 pl.

1887, a. Schneider (A.). — Ueber den Darm der Arthropoden, besonders der Insekten. *Zool. Anz.*, X, 139-140.

1887, b. — Ueber den Darmkanal der Insekten. *Zool. Beitr.*, II, 82-94, 3 pl.

1902. Schneider (K.-C.). — Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. 1 vol. Jena.

1912. Schoenemund (E.). — Zur Biologie und Morphologie einiger *Perla*-arten. *Inaug. Diss. Münster-i-W.*, et *Zool. Jahrb. Anat.*, XXXIV, 1-56, 3 fig., 2 pl.

1899. Schoenichen (W.). — Der Darmkanal der Onisciden und Aselliden. *Zeitschr. wiss. Zool.*, LXV, 143-178, 2 fig., 1 pl.

1922. Schulze (P.). — Ueber Beziehung zwischen pflanzlichen und tierischen Skelettsubstanzen und über Chitinreaktionen. *Biol. Zentrlbl.*, XLII, 388-394.

1923. Schulze (P.) et Kunike (G.). — Zur Mikrochemie tierischer Skelettsubstanzen. *Biol. Zentrlbl.*, XLIII, 556-559.

1924. Schultze (P.). — Der Nachweis und die Verbreitung des Chitins mit einem Anhang über das komplizierte Verdauungssystem der Ophryoscoleciden. *Zeitschr. wiss. Biol.*, II Abt. A. 643-666, 13 fig.

1924. Schulze (R.). — Ueber Mycetophilidenlarven. *Zool. Jahrb. Syst.*, XLVIII, 433-462, 15 fig.

1914. Schwermer (W.). — Beiträge zur Biologie und Anatomie von *Perla marginata* Scopoli. *Inaug. Diss. Münster-i-W.*, et *Zool. Jahrb. Anat.*, XXXVII, 267-312, 18 fig.

1914. Seidelin (H.) and Summers-Connal (S.). — A simple technique for the dissection and staining of Mosquitoes. *Yell. fev. Bureau Bull.*, III, N° 3.*

1906. Semichon (L.). — Recherches morphologiques et biologiques sur quelques Mellifères solitaires. *Bull. Sci. France Belgique*, XL, 281-442, 52 fig., 3 pl.

1899. Seurat (L.-G.). — Contributions à l'étude des Hyménoptères entomophages. *Ann. Sc. nat. Zool.*, (8), X, 1-159, 16 fig., 5 pl.

1927. Shinoda (O.). — Contributions to the knowledge of intestinal secretion in Insects. II. A comparative histo-cytology of the mid-intestine in various Orders of Insects. *Zeitschr. wiss. Biol.*, Abt. B., V, 278-292, 21 fig.

1848. Siebold (C.-Th.-E. von). — Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. 1 vol. Berlin.*

1900. Simpson. — Note inédite se rapportant à *Clisiocampa* (Lépidoptère) (cité par Haseman, 1910).*

1901. Sinéty (R. de). — Recherches sur la Biologie et l'Anatomie des Phasmes. *Cellule*, XIX, 117-278, 5 pl.

1910. Snodgrass (R.-E.). — The Anatomy of the Honey-Bee. *U. S. Dept. Agric. Ent. Tech. Ser.*, XVIII.*

1925. — Anatomy and Physiology of the Honey-Bee. 1 vol. New-York.*

1885. Sommer (A.). — Ueber *Macrotoma plumbea*. Beiträge zur Anatomie der Poduriden. *Zeitschr. wiss. Zool.*, XLI, 683-718, 2 pl.

1917. Springer (Fr.). — Ueber den Polymorphismus bei den Larven von *Miastor metraloas*. *Zool. Jahrb. Anat.*, XL, 57-118, 2 pl.

1924. Stammer (H.-J.). — Die Larven der Tabaniden. *Zeitschr. wiss. Biol.*, Abt. A, I, 120-170, 20 fig., 2 pl.

1911. Stephens (J.-W.-W.). — Methods for detecting sporozoits and zygotes in Mosquitos infected with malaria. *Bull. ent. Res.*, II, 1-8.

1907. Sternfeld (R.). — Die Verkümmerung der Mundteile und der Funktionswechsel des Darms bei den Ephemeriden. *Zool. Jahrb. Anat.*, XXIV, 415-430, 21 fig., 1 pl.

1913. Steudel (A.). — Absorption und Secretion im Darm von Insecten. *Zool. Jahrb. Allg. Zool.*, XXXIII, 165-224, 3 fig., 3 pl.

1926. Stitz (H.). — Mecoptera, in Biologie der Tiere Deutschlands. 21. Lief., Berlin.

1925. Storch (O.). — Cladocera, in Biologie der Tiere Deutschlands. 15. Lief., Berlin.

1828. Straus-Durckheim (H.). — Considérations générales sur l'Anatomie comparée des Animaux Articulés auxquelles on a joint l'Anatomie descriptive du *Melolontha vulgaris* (Hanneton) donnée comme exemple de l'organisation des Coléoptères. Paris.

1913. Strindberg (H.). — Embryologische Studien an Insekten. *Zeitschr. wiss. Zool.*, CVI, 1-227, 71 fig.

1915. — Zur Kenntnis der Hymenopteren-Entwickelung. *Vespa vulgaris* nebst einigen Bemerkungen über die Entwickelung von *Trachusa serratulae*. Eine embryologische Untersuchung. *Ibid.*, CXII, 1-47, 8 fig., 2 pl.

1891. Stuhlmann (F.). — Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Tsetsefliege. *Der Pflanzer*, Beil, z. Usambara-Post, Tanga.*

1907. — Beiträge zur Kenntnis der Tsetsefliege (*Glossina fusca* und *G. tachinoides*). *Arb. k. Gesundheitsamte*, XXVI, 83 p., 28 fig., 4 pl.

1737-38. Swammerdam (J.). — Bijbel der natuure, of historie der Insecten. Biblia naturae, sive Historia Insectorum, in classes certas redacta... (Deutsche Ausgabe. Leipzig, 1758).*

1927. Swingle (M.-C.). — The alimentary Tract of the common bumble-bee. *Ohio J. Sci.*, XXVII.*

1930. — Anatomy and Physiology of the digestive Tract of the japanese Beetle (*Popillia japonica* Newm.). *J. agric. Res.*, XLI, 181-196, 4 fig.

1929. Tahir-Ertogroul. — Sur l'origine de la membrane péritrophique chez le Ver à soie. *C. R. Ac. Sci.*, CLXXXVIII, 652-654, 1 fig.

1929, a. Tchang-Yung-Tai. — Sur l'origine de la membrane péritrophique dans l'intestin moyen des chenilles de Lépidoptères. *Bull. Soc. zool. France,* LIV, 255-263, 2 fig.

1929, b. — Recherches sur l'histogénèse et l'histophysiologie de l'épithélium de l'intestin moyen chez un Lépidoptère (*Galleria mellonella* L.). *Th. Sci. Paris,* et *Bull. biol. France Belgique,* Suppl. XII, 144 p., 19 fig., 6 pl.

1904-06. Thompson (M.-T.). — Alimentary canal of the Mosquito. *P. Boston Soc.,* XXXII, 145-202, 6 pl.

1928. Thompson (W.-R.). — A contribution to the study of the Dipterous Parasites of the european earwig (*Forficula auricularia*). *Parasitology,* XX, 123-158, 4 fig., 6 pl.

1926. Tillyard (L.-J.). — The Insects of Australia and New-Zealand. 1 vol. Sydney.*

1896. Tosi (A.). — Observations sur la valvule du cardia dans différentes espèces de la famille des Apides (Résumé de l'auteur). *Arch. ital. Biol.,* XXV, 52-58. — Référ. originale: *Ric. Labor. Anat. Roma,* V. 1-26, 16 fig., 3 pl., 1895.*

1903. Tragardh (I.). — Beiträge zur Kenntnis der Dipterenlarven: I, Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Larve von *Ephydra riparia* Fall. *Arkiv. Zool.,* I, 1-42, 4 pl.

1923, a. Trappmann (W.). — Anatomie und Physiologie des Zwischendarmes von *Apis mellifica* L. *Arch. Bienenk.,* 5. Jahrg., 190-203, 3 fig.

1923, b. — Die Bildung der peritrophischen Membran bei *Apis mellifica* L. *Ibid.,* 204-212, 5 fig.

1843. Tulk. — Upon the Anatomy of *Phalangium Opilio. Ann. Mag. nat. Hist.,* XII, 153-165, 243-253, 1 pl. (cité par Vignon).*

1906. Tulloch (F.). — The internal Anatomy of *Stomoxys. P. R. Soc. London,* LXXVII, 523-531, 5 fig.

1902. Vaney (A.). — Contributions à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères. *Ann. Univ. Lyon,* I, 1-178, 4 pl.

1894. Vejdowsky. — Organogenie der Gordiiden. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Metamorphose und Biologie der Zelle. *Zeitschr. wiss. Zool.,* LVII, 642-699, 4 pl.

1903-05. Veneziani. — Valore morfologico, fisiologico e filogenetico bei Tubi Malpighiani. Contributo alla conoscenza del meccanismo dell'escrezione. *Redia,* II, 177-230, 3 pl., 1905. (1 vol. Ferrara, 1903-04).

1921. Verne (J.). — Sur la nature ciliaire de la cuticule tégumentaire des Crustacés. *C. R. Assoc. Anat.,* 16e Réunion, 17-20, 1 fig.

1870. Verson (E.). — Beiträge zur Anatomie des *Bombyx Yama-Maï. SB. Ak. Wien,* LXI, 913-928, 3 pl. (16 fig.).

1896. Verson (E.) et Quajat. — Il Filugello e l'arte sericola. Padova-Verona.*

1897, a. Verson (E.). — La evoluzione del tubo intestinale nel filugello. Parte prima *R. Stat. Bacol. Speriment. Padova,* 917-956, 2 pl., Parte seconda *Ibid.,* 1273-1315, 2 pl.
(Analyse de Heymons in: *Zool. Centrlbl.,* VII, p. 508, 1900).

1897, b. — Zur Entwickelung des Verdauungscanals beim Seidenspinner. *Zool. Anz.,* XX, 301-302.

1898. — Ibid. (2e Note). *Ibid.,* XXI, 431-435.

1905. — Zur Entwickelung des Verdauungskanals bei *Bombyx mori. Zeitschr. wiss. Zool.,* LXXXII, 523-600, 9 pl.

1899, a. Vignon (P.). — Critique de la théorie vésiculaire de la sécrétion. *Arch. Zool. exp.,* (3), VII, N. et R., N° 2, XVII-XXV, 2 fig.

1899, b. — Sur l'histologie du tube digestif de la larve de *Chironomus plumosus. C. R. Ac. Sci.,* CXXVIII, p. 1596.

1900. — Différenciations cytoplasmiques, cils vibratiles et cuticules. *Arch. Zool. exp.,* (3), VIII, N. et R., N° 2, III-XVIII, 7 fig.

1901. — Recherches de Cytologie générale sur les épithéliums. L'appareil pariétal, protecteur ou moteur. Le rôle de la coordination biologique. *Ibid.,* (3), IX, 370-715, 11 pl.

1891. Visart (O.). — Contribuzione allo studio del tubo digerente degli Arthropodi. *Atti Soc. Toscana,* VII, 277-285 (cité par Vignon).*

1894. — *Ibid.,* XIII, 20-54, 34 fig. (cité par Vignon).*

1915. Vogel (R.). — Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Lebensweise der Larve von *Lampyris noctiluca. Zeitschr. wiss. Zool.,* CXII, 291-432, 35 fig., 4 pl.

1894. Vogt (C.) et Yung (E.). — Traité d'Anatomie comparée et pratique. *Melolontha.* II, p. 162, Paris.

1898, a. Voinov (D.-N.). — Recherches physiologiques sur l'appareil digestif et le tissu adipeux des larves d'Odonates. *Bull. Soc. Bucarest,* VII, 472-493, 2 pl.

1898, b. — Epithélium digestif des nymphes d'*Aeschna* (Note préliminaire). *Ibid.,* VII, 49-52. (Analyse de N. v. Adelung in: *Zool. Centrlbl.,* 1898, p. 750.

1905. Vorhies. — Habits and Anatomy of the Larva of the Caddis-Fly *Platyphylax designatus* Walker. *Tr. Wisconsin Ac.,* XX (cité par Luebben).*

1863. Wagner (N.). — Beitrag zur Lehre von der Fortpflanzung der Insectenlarven. *Zeitschr. wiss. Zool.,* XIII, 513-527, 35 fig., 2 pl.

1899. Wandolleck (B.). — Zur Anatomie der Cyclorhaphen Dipterenlarven. Anatomie der Larve von *Platycephala plani-*

frons L. *Abh. Mus. Dresden,* Festschr. Meyer, 1-40, 11 fig., 2 pl.

1926. Wardle (R.-A.). — The Respiratory System of Contrasting Types of Cranefly Larvae. *P. Zool. Soc. London,* 25-48, 17 fig.

1933. Weber (H.). — Lehrbuch der Entomologie. 1 vol. 726 p., 555 fig. Iéna.

1924-25. Wehrmeister (H.). — Beiträge zur Kenntnis der Cecidomyidenlarven mit besonderer Berücksichtigung des Darmes. *Zool. Jahrb. Syst,* XLIX, 299-334, 1 fig., 1 pl.

1864. Weismann (A.). — Die nachembryonale Entwickelung der Musciden nach Beobachtungen an *Musca vomitoria* und *Sarcophaga carnaria. Zeitschr. wiss. Zool.,* XIV, 187-336, 7 pl. (73 fig.).

1866. — Die Metamorphose der *Corethra plumicornis. Ibid.,* XVI, 45-127, 5 pl.

1877. — Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. *Ibid.,* XXVIII, 93-254, 5 pl.

1926. Werner (E.). — Die Ernährung der Larve von *Potosia cuprea* Fbr. (*Cetonia floricola* Hbst.). Ein Beitrag zum Problem der Celluloseverdauung bei Insectenlarven. *Zeitschr. wiss. Biol.,* A, 150-206, 16 fig.

1910. Wester (D.-H.). — Ueber die Verbreitung und Lokalisation des Chitins im Tierreiche. *Zool. Jahrb. Syst.,* XXVIII, 531-568, 1 fig., 1 pl.

1929. Wigglesworth (V.-B.). — Digestion in the Tsetse-Fly; a study of structure and function. *Parasitology,* XXI, 288-321, 16 fig., 1 pl.

1930. — The formation of the Peritrophic Membran in Insects with Special Reference to the Larvae of Mosquitoes. *Quart. J. micr. Sci.,* LXXIII, 593-616, 10 fig.

1899-00. Willem (V.). — Recherches sur les Collemboles et les Thysanoures. *Mém. cour. Ac. Belgique,* LVIII, 136 p., 6 fig., 17 pl.

1882. Witlaczil (E.). — Zur Anatomie der Aphiden. *Arb. Inst. Wien,* IV, 45 p., 20 fig., 3 pl.

1885. — Die Anatomie der Psylliden. *Zeitschr. wiss. Zool.,* XLII, 569-638, 3 pl.

1918. Woods (W.-C.). — The alimentary Canal of the larva of *Altica bimarginata* Say (Coleoptera). *Ann. ent. Soc. Amer.,* XI, 283-313, 4 pl.

1924. Wright (W.-R.). — On the function of the oesophageal diverticula in the adult female Mosquito. *Ann. trop Med.,* XVIII, 77-82.

1911. Zander (E.). — Der Bau der Biene. *Handb. d. Bienenk.,* III. 182 p., 149 fig., 20 pl. (75 fig.). Stuttgart.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

1° Le Volcan du Cantal.

2° Dissémination des fruits et graines par les animaux.

Vu et approuvé :

Strasbourg, le 23 mai 1934.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

E. Rothé.

Vu et permis d'imprimer :

Strasbourg, le 25 mai 1934.

Le Recteur de l'Académie,
Président du Conseil de l'Université,

J. Dresch.